# Biologisches Centralblatt.

## 1915.

5 70.5
B 34

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

**Prof. Dr. Werner Rosenthal**
Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

**Dr. K. Goebel** und **Dr. R. Hertwig**
Prof. der Botanik Prof. der Zoologie
in München.

Fünfunddreissigster Band.

1915.

Mit 38 Abbildungen, 3 Tafeln und 7 Tabellen.

Leipzig 1915.
Verlag von Georg Thieme.

K249 (1)

K. B. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

# Inhaltsübersicht

des

## fünfunddreissigsten Bandes.

*O* = Original; *R* = Referat.


Seite

Abderhalden, Emil. Abwehrfermente. *R* . . . . . 111
— Lehrbuch der Physiologischen Chemie in Vorlesungen. *R* . . . . . 582
Abgabe von Nährgelatine durch die Königliche Landesanstalt für Wasserhygiene in Berlin-Dahlem . . . . . 64
Bateson, W. Mendel's Vererbungstheorien. *R* . . . . . 583
Baur, E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. *R* . . . . 542
Bönner, W., S. J. Die Überwinterung von *Formica picea* und andere biologische Beobachtungen. *O* . . . . . 65
Bokorny, Th. Bindung von Ammoniak durch das Zelleneiweiß. *O* . . . 25
Brehm's Tierleben. *R* . . . . . 395
— Tierbilder. *R* . . . . . 397
— Tierleben. *R* . . . . . 577
Brun, Rudolf. Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschung bei den Ameisen. *O* . . . . . 190. 225
Buddenbrock, W. v. Die Tropismentheorie von Jacques Loeb. *O* . . 481
Buttel-Reepen, H. v. Leben und Wesen der Bienen. *R* . . . . . 331
Dahl, F. Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Konservieren von Tieren. *R* . . . . . 544
Driesch, Hans. Gibt es harmonisch-äquipotentielle Systeme? Eine Erwiderung. *O* . . . . . 545
Duncker, Georg. Die Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen bei Mehrlinggeburten des Menschen und des Schweins. *O* . . . . . 506
Emery, C. Können weisellose Ameisenvölker die fehlende Mutter aus eigenen Mitteln ersetzen? *O* . . . . . 252
Fischer, E. Berichtigungen zu O. Prochnow's analytischer Methode bei den Temperaturexperimenten mit Schmetterlingen. *O* . . . . . 145
Fruwirth, C. Die Pflanzen der Feldwirtschaft. *R* . . . . . 64
Goebel, K. Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln? *R* . . . . . 209


1638

Seite

Goldschmidt, Richard. Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. *O* . . . . . 565

Grandori, Remo. Risultati dei nuovi Studi Italiani sulla Filossera della Vite. *R* . . . . . 64

Grunewald, Marta. Über Veränderung der Eibildung bei *Moina rectirostris*. *O* . . . . . 341

Heikertinger, Franz. Die Frage von den natürlichen Pflanzenschutzmitteln gegen Tierfraß und ihre Lösung . *O* . . . . . 257

Hinneberg, Paul. Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwicklung und ihre Ziele, III. 4. I. Allgemeine Biologie. *R* . . . . . 335

— Die Kultur der Gegenwart. Zellen- und Gewebelehre, Morphologie und Entwicklungsgeschichte. *R* . . . . . 541

Jollos, V. Stanislaus v. Prowazek †. *O* . . . . . 337

Kohlbrugge, J. H. F. War Darwin ein originelles Genie? *O* . . . . 93

Kranichfeld, Hermann. Zum Farbensinn der Bienen. *O* . . . . . 39

Lakon, Georg. Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *O* . . . . . 401

Lehmann, Ernst. Art, Reine Linie, Isogene Einheit. *O* . . . . . 555

Lindau, G. Kryptogamenflora für Anfänger. *R* . . . . . 256

Löhner, Leopold. Über künstliche Fütterung und Verdauungsversuche mit Blutegeln. *O* . . . . . 385

Mayer, P. (Jena). Einführung in die Mikroskopie. *R* . . . . . 400

Mertens, Robert. Zur Frage des Melanismus bei Eidechsen aus der *Lacerta muralis*-Gruppe. *O* . . . . . 77

Müller-Pouillet's Lehrbuch der Physik und Meteorologie. *R* . . . . 543

Nachtsheim, Hans. Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen? *O* 127

Natzmer, G. v. Das biogenetische Grundgesetz im Leben der Insektenstaaten. *O* . . . . . 30

Nöller, Wilhelm. Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen. *R* . 254

Palladin, W. J. Pflanzenanatomie. *R* . . . . . 398

Polimanti, Osv. Sul Reotropismo nelle Larve dei Batraci (*Bufo* e *Rana*). *O* 36

— Physiologische Untersuchungen über das pulsierende Gefäß von *Bombyx mori* L. *O* . . . . . 143

Prát, S. Einige neuere Versuche über die Wirkung des Lichtes auf die lebenden Organismen. *R* . . . . . 571

Pringsheim, Ernst G. Die Kultur von *Paramaecium Bursaria*. *O* . . 375

Prochnow, Oskar. Das Springen der Schnellkäfer, physikalisch betrachtet. *O* 81

Reichard, Adolf C. Die deutschen Versuche mit gezeichneten Schollen. *R* 540

Reisinger, Ludwig. Die zentrale Lokalisation des Gleichgewichtssinnes der Fische. *O* . . . . . 472

Röder, Ferdinand. Über den Zusammenhang der Energien in der belebten Natur. *O* . . . . . 475

Roux, Wilhelm. Die Selbstregulation ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen. *R* . . . . . 393

Schaxel, Julius. Die Leistungen der Zelle bei der Entwicklung der Metazoen. *R*. . . . . 574

Scheuring, Ludwig. Beobachtungen über den Parasitismus pelagischer Jungfische. *O* . . . . . 181

Schleiermacher, A. Über das Blitzen von Blüten. *O* . . . . . 3

Seite
Schneider, K. C. Die rechnenden Pferde. *O* . . . . . 153
Schroeder, H. Über die Einwirkung von Silbernitrat auf die Keimfähigkeit von Getreidekörnern. *O* . . . . . 8
Sedgwick, W. T. und Wilson, E. B. Einführung in die allgemeine Biologie. *R* . . . . . 160
Seitz, Adalbert. Die Großschmetterlinge der Erde. *R* . . . . . 580
Sirks, J. M. Indisch Natuuronderzoek. *R* . . . . . 539
Toenniessen, Erich. Über Vererbung und Variabilität bei Bakterien. *O* 281
Tschermak, A. v. Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Farbänderung. *O* . . . . . 46
Vries, Hugo de. Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen durch Druck. *O* . . . . . 161
Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. *R* . . . . . 330
Wasmann, E., S. J. Über Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung. *O* 113
— Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen. *R* . . . . . 207
— Nils Holmgren's „Termitenstudien". *R* . . . . . 379
— Nachtrag zum Mendelismus bei Ameisen. *O* . . . . . 561
Werner, F. Einige Bemerkungen zu den Salamandra-Experimenten von Šećerov und Kammerer. *O* . . . . . 176
Zehnder, Ludwig. Der ewige Kreislauf des Weltalls. *R* . . . . . 399

# In schwerer Zeit.

Die Unterbrechung des Verkehrs mit dem Ausland sowie der Umstand, dass viele unserer einheimischen Mitarbeiter im Felde stehen, hat auch unser Blatt schwer betroffen. Die wertvollen Beiträge, welche wir von Angehörigen anderer Staaten erhielten und vieler einheimischer Mitarbeiter fallen fort. Trotzdem halten wir es für unsere Pflicht, das Erscheinen des Blattes fortdauern zu lassen, solange es möglich ist, als Zeugnis dafür, dass die schweren Lasten, welche der Krieg uns auferlegt, die Fortführung der Kulturarbeit nicht verhindern, da alle, denen die unmittelbare Teilnahme an den Kämpfen versagt ist, doch in der Friedenstätigkeit nicht erlahmen. Unsere geehrten Leser aber müssen wir bitten, etwaige Störungen zu verzeihen. Hoffen wir, dass es über kurz oder lang möglich sein wird, sich wieder mit voller Kraft der Friedenstätigkeit zu widmen.

**Die Herausgeber des Biologischen Centralblatts.**

Wir Unterzeichneten erfüllen die traurige Pflicht, der voranstehenden Mitteilung noch die weitere hinzuzufügen, dass zwei Tage nach ihrer Niederschrift der hochverdiente Begründer dieser Zeitschrift, Geheime Rat Prof. Dr. J. Rosenthal, am 2. Januar in Erlangen, dem Ort seiner langjährigen akademischen Tätigkeit, sanft entschlafen ist. Eine eingehende Darstellung seines Lebens und Wirkens muss einer späteren Nummer des Biologischen Centralblattes vorbehalten bleiben. Wir möchten aber jetzt schon zum Ausdruck bringen, welche großen Verdienste sich der Verstorbene durch sein unermüdliches Interesse um das Gedeihen dieser Zeitschrift erworben hat und wie sehr wir den Verlust unseres langjährigen Mitarbeiters beklagen.

Bis auf Weiteres hat der Sohn des Verstorbenen, Herr Prof. Dr. W. Rosenthal (z. Zt. in Nürnberg, Reserve-Lazarett I) die Vertretung seines Vaters übernommen.

Prof. K. Goebel. Prof. R. Hertwig.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Nürnberg, Roonstr. 13, einsenden zu wollen.**

**Bd. XXXV. 20. Januar 1915. № 1.**

Inhalt: **Schleiermacher**, Über das Blitzen von Blüten. — **Schroeder**, Über die Einwirkung von Silbernitrat auf die Keimfahigkeit von Getreidekörnern. — **Bokorny**, Bindung von Ammoniak durch das Zelleneiweiß. — v. **Natzmer**, Das biogenetische Grundgesetz im Leben der Insektenstaaten. — **Polimanti**, Sul Reotropismo nelle Larve dei Batraci (*Bufo* e *Rana*). — **Kranichfeld**, Zum Farbensinn der Bienen. — **Tschermak**, Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Farbänderung. — Fruhwirth, Die Pflanzen der Feldwirtschaft. — Grandori, Risultati dei nuovi Studi Italiani sulla Filossera della Vite. — Nährgelatine.

## Über das Blitzen von Blüten.

Von **A. Schleiermacher** (Karlsruhe i./B.).

Vor kurzem hat Herr Professor Dr. F. Thomas (Ohrdruf i./Th.) eine Monographie über „Das Elisabeth Linné-Phänomen (sog. Blitzen der Blüten) und seine Deutungen“ veröffentlicht[1]), worin meine frühere Mitteilung über diese Erscheinung[2]) einer Kritik unterzogen wird, der ich unmöglich zustimmen kann. Da ich vergebens versucht habe, Herrn Thomas über den Irrtum, in dem er sich meiner Meinung nach befindet, brieflich aufzuklären, sehe ich mich veranlasst, an dieser Stelle auf den Gegenstand, der ja in der botanischen Literatur seit langer Zeit behandelt wird, einzugehen.

Linné's Tochter Elisabeth beschrieb zuerst[3]) (1762) die Erscheinung, die sie in der Dämmerung an Blüten der indianischen Kresse bemerkt hatte, aber so undeutlich, dass daraus nicht mit Sicherheit entnommen werden kann, was eigentlich beobachtet wurde. Sie sagt, dass die Blumen „blitzten“. Herr Thomas möchte das schwe-

1) G. Fischer, Jena 1914.

2) Bd. 20 d. Verh. d. Naturw. Vereins Karlsruhe 1908.

3) Die Literatur findet sich am vollständigsten in der Schrift von F. Thomas.

dische „blicka“ lieber mit „blicken“ übersetzen, führt aber selbst die triftigsten Zeugnisse an, wonach im 18. Jahrhundert die Bedeutung des Wortes blicka die von „Blitzen, Wetterleuchten“ war, und so ist es auch von deutschen Übersetzern[4]) damals und später verstanden worden. Herr Thomas vertritt nämlich die Meinung, dass das El. Linné-Phänomen nichts anderes sei als das sogen. Purkinje-Phänomen, mit dem blitzartigen Auftreten und Verschwinden eines momentanen Nachbildes nichts zu tun habe und darum nicht durch Blitzen oder Wetterleuchten bezeichnet werden könne.

Das Purkinje-Phänomen[5]) besteht darin, dass in der Dämmerung (d. h. im gemischten Tages- und Dämmerungssehen) rote und orangefarbene Gegenstände verhältnismäßig (zum reinen Tagessehen) dunkler aussehen als blaue und grüne. Dazu kommt, dass das Phänomen in der Fovea centralis (wo sich nur Zapfen befinden) fehlt. Betrachtet man also einige orangerote Papierstücke oder Blumen auf grünem oder blauem Hintergrund, so erscheint das gerade fixierte (dessen Bild also auf die Fovea fällt) heller und lebhafter rotgelb gefärbt gegenüber den seitwärts der Blickrichtung liegenden, die im Vergleich zu dem relativ heller gesehenen Hintergrund dunkelbraunrot erscheinen. Beim Wandern des Blickes von einem zum andern roten Fleck erhellt sich der jetzt fixierte im Gegensatz zu dem dunkler werdenden, der vorher fixiert wurde. So lange die Blickrichtung unverändert bleibt, ändert sich auch nichts, der fixierte Fleck bleibt hell, die übrigen dunkel. Dieses Phänomen, zu dessen Beobachtung Herr Thomas seiner Abhandlung eine sehr geeignete Tafel beigegeben hat, wird in der Tat niemand als Blitzen oder Wetterleuchten bezeichnen wollen.

Ganz anders verhält es sich mit dem, was ich beobachtet, beschrieben und abgebildet habe[6]): ein weißliches, momentanes Aufhellen seitwärts an einzelnen der Mohnblüten, das sich jedesmal zeigte, wenn man den Blick in 20—40 cm Höhe über den etwa 2 m entfernten Blüten rasch horizontal wandern ließ. Beim dauernden Fixieren der einzelnen Blüte war durchaus nichts zu bemerken. Ich konnte die gleiche Erscheinung etwas später an einem orangeroten Papierfleck auf blauem Hintergrund in der Dämmerung beobachten und mich von der Richtigkeit meiner ersten Beobachtung überzeugen, freilich, da es unterdessen Winter geworden war, unter ungünstigeren Beleuchtungsverhältnissen. In den diesjährigen Sommermonaten habe ich die Versuche mit gefärbten Papieren immer mit dem gleichen Erfolg wiederholt und ebenso viele andere Personen, junge und alte, geübte und ungeübte,

4) Kästner, Fürnrohr.
5) Vergl. v. Helmholtz, Handb. d. phys. Optik, 3. Aufl., Bd. 2, S. 302.
6) l. c.

Normal-, Weit- und Kurzsichtige wiederholen lassen. Jeder Zweifel an der Richtigkeit der Beobachtung muss danach als ausgeschlossen gelten. Einzelne Beobachter erklärten, dass sie die blitzartigen, weißlichen Nachbilder seitwärts der roten Farbflecke gerade an der Thomas'schen Farbtafel besonders lebhaft bemerkten.

Die beschriebene Erscheinung wird, worauf Herr Augenarzt Dr. Spuler nach meinem Vortrag im Naturwissenschaftlichen Verein in Karlsruhe zuerst aufmerksam machte, nach der neueren Duplizitätstheorie (v. Kries) als sekundäres Bild oder Ghost bezeichnet[7]) und als primäre Erregung der farbenblinden Stäbchen, die etwa $^1/_5$ Sekunde später als die Erregung der Zapfen einsetzt, gedeutet. Weil die Stäbchen in der Fovea fehlen, kann dieses farblose (weißliche) Nachbild nur peripherisch bemerkt werden, ganz in Übereinstimmung mit dem, was ich bei den Blüten beobachtet hatte.

Es ist hiermit wohl festgestellt, dass Herr Thomas und ich zwei ganz verschiedene Phänomene beobachtet und beschrieben haben. In der Tat sagt Herr Thomas „Der Kernpunkt meiner Kritik bleibt: dass Schl.'s Deutung als Bedingung ein ausschließlich peripheres Sehen im Momente des Aufleuchtens voraussetzt und dass unter strikter Erfüllung dieser Bedingung weder von mir noch von einem meiner Helfer die Erscheinung gesehen wurde[8]). Wie es aber zugeht, dass Herr Thomas, der doch die Vorschrift über meine Versuchsbedingungen in Händen hatte und sich jahrelang mit solchen Beobachtungen beschäftigte, selbst oder irgendeiner seiner Helfer („17 Personen, darunter zwei Physiker und ein Arzt, die alle drei in exakten, subtilen Beobachtungen geübt und bewährt sind")[9]) das sekundäre Bild niemals beobachten konnten, ist mir geradezu rätselhaft. Ich habe Personen, die gar nicht wussten, welche Erscheinung zu erwarten war, und die nur hinsichtlich der Augenbewegung unterrichtet waren, beschreiben lassen, was sie bei dem Versuch sahen, und sie haben das sekundäre Bild genau so beschrieben, wie ich es selbst sehe. Ich könnte mir also nur denken, dass Herr Thomas das sekundäre Bild nicht bemerkt, weil er das Auge nicht rasch genug bewegt oder in schon zu weit fortgeschrittener Dämmerung beobachtet, wo zwar sein Phänomen noch vollkommen deutlich ist, das sekundäre Bild aber schon zu schwach. Herr Dr. W. Trendelenburg, Prof. der Physiologie in Innsbruck, schreibt mir: „Es ist kein Zweifel, dass die Beobachtungen (über das sekundäre Bild) zutreffen. Wenn sie in der freien Natur oder passend nachgemachten Bedingungen oft widerstritten werden, so dürfte das daran liegen, dass diese Bedingungen im Einzelfall doch zu verschieden sind, ge-

7) Vergl. Helmholtz, Bd. 2, S. 369.
8) Thomas, S. 38.
9) Thomas, S. 33.

wiss ist auch die Beobachtungsgabe, Übung und Sorgfalt sehr verschieden."

Bei dieser Sachlage möchte ich darauf verzichten, auf das einzelne in der Kritik meiner Mitteilung einzugehen. Weil Herr Thomas meint, ich hätte das gesehen oder sehen müssen, was er beschreibt, nämlich das Purkinje-Phänomen, so ist von vornherein klar, dass alles, was er heranzieht, um nachzuweisen, dass und wie ich mich getäuscht haben könnte, schief und unzutreffend sein muss. Ich bleibe auch der Meinung, dass die Übersetzer das schwedische Blicka richtig mit Blitzen wiedergegeben haben, weil dies das nur momentan erscheinende weißlich aufleuchtende sekundäre Bild ganz richtig bezeichnet. Unter günstigen Umständen ist das sekundäre Bild tatsächlich viel heller als der grüne oder blaue Untergrund, den Glanz eines wirklichen Blitzes oder einer Bogenlampe darf man sich freilich nicht davon erwarten.

Für Leser, die Interesse an diesen Erscheinungen haben, möchte ich noch einige Bemerkungen anschließen über die Bedingungen, unter denen das sekundäre Bild am deutlichsten erscheint. Man lege auf einen ultramarinblauen, nicht glänzenden Bogen Papier (je größer, je besser) ein quadratisch oder beliebig geformtes Papierstück orangeroter Farbe von etwa 7 cm Seitenlänge (z. B. Filtrierpapier, das in einer wäßrigen Lösung von Flavein mit Zusatz von etwas Brillantcrocein satt gefärbt ist) und beobachte in 1—2 m Abstand, indem man den Blick (Fixierungsrichtung) am oberen Rand des Bogens, d. h. etwa 20—40 cm oberhalb des roten Fleckes rasch entlang bewegt. Wesentlich ist der Dämmerungsgrad und die Farbe der Dämmerung: klarer Himmel, etwa $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach Sonnenuntergang, häufig auch noch später, jedoch bei einer Helligkeit, bei der das Lesen noch ohne große Anstrengung möglich ist. Das sekundäre Bild erscheint dann im Sinn der Augenbewegung gegen den roten Fleck verschoben. Das weißliche Aufblitzen ist häufig schon bei den unwillkürlichen Augenbewegungen in der Nachbarschaft des roten Fleckes oder auch am Rand des blauen Papierbogens und auch bei nicht ganz klarem oder sogar bedecktem Himmel zu bemerken. Rötliche Abenddämmerung ist im Gegensatz zu dem, was Herr Thomas für sein Purkinje-Phänomen bemerkt, ungünstig. Gerade eine „blaue" Beleuchtung bei möglichst reinem Himmel scheint mir für den Glanz der Erscheinung wesentlich zu sein. Dass diese günstigste Beleuchtung in unserer Breite verhältnismäßig selten vorkommt, halte ich für die Ursache, weshalb das Blitzen von Blüten vor dem grünen Hintergrund von Blättern bisher so selten beobachtet wurde. Denn es liegt sonst aus Deutschland nur eine Beobachtung aus dem Jahr 1799 von Goethe vor, die ebenfalls an perennierendem Mohn gemacht wurde. Seine Beschreibung stimmt in allem wesentlichen mit der

von mir gegebenen überein, ohne dass ich, wie Herr Thomas will, von Goethe beeinflusst gewesen wäre, denn ich hatte die Stelle der Farbenlehre erst nachträglich aufgefunden. Nur ist dort die Farbe des sekundären Bildes nicht als weißlich, sondern als die „geforderte“ (d. h. komplementär zu orange) oder in dem von Herrn Thomas abgedruckten Brief an Schiller als „sehr hellgrün“ bezeichnet. Dass das sekundäre Bild tatsächlich unter Umständen schwach gefärbt erscheint, habe ich selbst an der Farbtafel des Herrn Thomas bemerkt, indem es auf dem mehr graublauen Grund einen bläulichen Ton annimmt Es tritt also zu der farblosen Stäbchenerregung ein schwaches komplementär gefärbtes Nachbild der Zapfen. Man bemerkt das Blitzen ja auch am deutlichsten auf einer Zone der Netzhaut, wo die Farben noch sehr deutlich unterscheidbar sind, wo sich also noch reichlich Zapfen vorfinden. Bei einer reinen Stäbchenempfindung sollten schwarze Papierflecke ebensogut blitzen wie die stäbchendunklen roten, falls sie nicht etwa mehr blaues Licht reflektieren als diese. Ich finde jedoch die Erscheinung für schwarze Flecke schwächer als für die mohnroten. Es ist weiter auffallend, dass ein grüner Hintergrund die Erscheinung soviel schwächer hervortreten lässt als ein blauer, obwohl auch nach den neuesten Bestimmungen[10]) das Maximum der Empfindlichkeit für die Stäbchen im Grün bei 515 $\mu\mu$ liegt. Seit der Beobachtung im Juni 1905 habe ich vor dem grünen Hintergrund von Blättern an Mohnblüten das Blitzen niemals wiedergesehen und an mohnfarbenen Papierstücken auch nur andeutungsweise auffinden können und ich kann diesen Misserfolg nur dem Mangel einer günstigen Beleuchtung zuschreiben. In höheren Breiten mit ihren „weißen Nächten“ scheint eine günstige Beleuchtung und Adaption öfters einzutreten, z. B. konnte Fries[11]) das Blitzen während $1^1/_2$ Wochen beobachten. Leider hat auch er nicht genau beschrieben, was beobachtet wurde, da er sich aber auf die Goethe'sche Beschreibung bezieht und ein mit ihm Beobachtender voll Erstaunen ausrief: es blitzt aus den Blumen, muss man annehmen, dass es ebenfalls das sekundäre Bild war.

Sollte es einem der Leser, besonders solchen, die in höheren Breiten wohnen, gelingen, die Erscheinung vor dem grünen Hintergrund von Blättern wieder aufzufinden, so wäre es von Interesse, alles festzustellen, was über die Farbe des Dämmerungslichtes Anhalt geben kann, also Grad der Abendröte, Reinheit des Himmels, Reflex von Wolken, Aussehen farbiger Papiere im Vergleich mit der Empfindung bei Tage.

10) O. Lummer, Physikal. Zeitschr. Bd. XIV, S. 97. — 1913.
11) Flora, 1859, Nr. 11 und 12.

# Über die Einwirkung von Silbernitrat auf die Keimfähigkeit von Getreidekörnern.

Von H. Schroeder.

Vor etwas über Jahresfrist hat V. Bircknerⁱ) in dieser Zeitschrift meine Angaben, dass Gerste nach 24stündiger Behandlung mit 5%iger Silbernitratlösung normal keimen könne, in Zweifel gezogen bezw. als unersichtlich bezeichnet. Ebenso hat derselbe — indem er meine Arbeitsweise oberflächlich nennt — die entsprechenden Ergebnisse meiner Versuche mit Weizen, wenn auch nicht gerade direkt bestritten, so doch durch Benutzung von Worten wie „angeblich", „gibt an" zum mindesten als fragwürdig hingestellt.

Ich möchte dieser anmaßenden Kritik gegenüber mit neuen Tatsachen aufwarten.

## I.

Zuvor sei des mir gemachten Vorwurfes gedacht, dass es unzulässig sei, aus Versuchen mit 11 Individuen Keimungsprozente zu berechnen²). Dessen war ich mir natürlich jederzeit bewusst und habe eben darum bei allen Versuchen mit geringer Individuenzahl die absoluten Werte zugefügt. Die Prozentzahlen sollten lediglich bequeme Vergleichsdaten liefern. Vielleicht wäre es, um dies schärfer hervorzuheben, zweckmäßiger gewesen, auf eine andere Zahl zu beziehen als gerade auf 100. Übrigens stützte ich mich, um die Widerstandsfähigkeit gegen die Silberlösung zu erweisen, nicht nur auf diesen einen von Bircknermängelten Versuch, sondern es lag noch eine ganze Anzahl weiterer vor, die auch zum Teil in meiner Arbeit mitgeteilt sind³).

Die Beschränkung in der Individuenzahl war für mich in manchen Fällen schlechtweg eine Notwendigkeit. Nämlich dann, wenn es darauf ankam, den Erfolg des Sterilisationsverfahrens für jedes einzelne Korn separatim zu prüfen. Das verlangte zur Vermeidung einer nachträglichen Infektion beim Auswaschen, Nachquellen und Versetzen in die Nährbouillon, zumal bei den für derartige Arbeiten damals recht unzulänglichen Einrichtungen des Bonner botanischen Institutes, umständliche Manipulationen, die sich nur in kleinem Umfange durchführen ließen. Außerdem richten sich aber die Anforderungen an die Individuenzahl nach der Höhe der Ausschläge. Wenn z. B. von 24 Körnern nach 18 Stunden

1) Band 33 (1913), S. 181, speziell S. 188, 189. Die angegriffene Arbeit: Centralblatt für Bakteriologie etc., II. Abteil., Bd. 28 (1910), S. 492, im folgenden einfach zitiert als: Schroeder.

2) Der ganze Versuch umfasste übrigens immerhin 27 Individuen. Schroeder: S. 502.

3) Schroeder: S. 494, 503.

Behandlung mit 0,2 oder 0,7 % $HgCl_2$ nicht ein einziges keimt, nach 24 Stunden 5 % $AgNO_3$ hingegen von der gleichen Anzahl volle 20 Stück[4]), so genügen diese Zahlen, um die Tatsache einer Verschiedenheit in der Wirkung beider Salze und die relative Harmlosigkeit des Silbernitrates zu erweisen.

## II.

Was zunächst die Frage nach der Möglichkeit einer normalen Entwickelung der Keimpflanzen nach 24stündiger Weiche in 5 % Silbernitrat anbelangt, so habe ich im vorigen Sommer meine Versuche mit rotem Schlanstedter Sommerweizen, mit Hannagerste und mit nackter oder Edelgerste[5]) wiederholt. Der Gang der Behandlung war folgender:

18 oder 24 Std. 5 % $AgNO_3$ (eine Serie hell, eine dunkel).

$3^1/_2$ Std. 5 % NaCl (einmal erneuert).

4 Std. 0,5 % NaCl.

Wasser so lange, dass eine Gesamtweichdauer von 52 Stunden resultierte.

Die Nachbehandlung wurde gleichfalls in verschiedenen Serien — hell neben dunkel — durchgeführt, derart, dass die am längsten dunkel gehaltenen selbst die ersten Keimungsstadien bei Lichtabschluss durchliefen, während andere nach beendigter Weiche, andere nach Abschluss der NaCl-Wirkung ins Helle verbracht wurden. Da diese ungleiche Behandlung Verschiedenheiten nicht bewirkte, gehe ich nicht weiter darauf ein.

Es entwickelte sich danach von jeder Probe ein größerer oder geringerer Prozentsatz — davon gleich — völlig normal. Ganz besonders deutlich lässt sich dies beim Weizen erkennen, da bei diesem die drei ersten schon im Ruhezustand ziemlich weit ausgebildeten Würzelchen namentlich bei Bauchlage des Kornes regelmäßig übers Kreuz gestellt vorbrechen und ihnen danach seitlich zwei weitere folgen[6]). Schädigungen, wie solche in später zu besprechenden Versuchen an Samen mit entblößtem Embryo regelmäßig auftreten, dokumentieren sich sofort durch Verringerung der Wurzelzahl, die bis zum gänzlichen Fehlen sich steigern kann, Kurzbleiben von einem oder mehreren der Würzelchen oder geringer Länge der Coleoptile. Die von mir als normal keimend bezeichneten Körner zeigten von alledem nichts, auch brach in der Folge die Plumula in typischer Weise durch. War dies geschehen, so wurden, wie schon früher[7]), Stichproben von je 10 Keimlingen

4) Schroeder: S. 494.

5) Sämtlich von Haage u. Schmidt, Erfurt.

6) Vergl. Körnicke in Körnicke-Werner: Handbuch des Getreidebaues. Bd. I, S. 23.

7) Schroeder: S. 504 (damals Sägemehl; diesmal Gartenerde + Sand).

in Töpfe verpflanzt und diesmal sogar bis zur Blühreife beobachtet. Alle 50 derart gezogene Pflanzen entwickelten sich gut weiter und kamen ohne jeden Ausfall zur Blüte. Beistehend Reproduktionen einiger der Töpfe mit blühenden Versuchspflanzen nach Photographien, für deren Herstellung ich Herrn Dr. Harder verpflichtet bin. Das wird genügen, um die Möglichkeit einer normalen, d. h. ohne Regeneration verlorener Teile verlaufenden, Entwickelung nach 24stündiger Weiche in 5% Silbernitrat zu erweisen.

## III.

In den Keimprozenten hatte ich in diesen Versuchen zum Teil einen erheblichen Ausfall. Denn es keimten vom Sommerweizen, und zwar in allen Serien etwa gleichmäßig[8]) nur 37—56%, von der Hannagerste 65—82% und von der nackten Gerste etwa 25—40%. Da nun ohne Silbernitrat caeteris paribus die Keimfähigkeit für Weizen 99—100%, für Hannagerste nach 48 Std. Weiche 38—50%, nach 72 Std. Weiche 84% und für nackte Gerste 79—89% betrug, so war nur für die Hannagerste eine dem normalen Wert entsprechende Keimungszahl erreicht, während Weizen und nackte Gerste rund 50% Ausfall ergaben.

Um zuverlässig unversehrten und gut ausgereiften Weizen zu erhalten, setzte ich meine Versuche bis zur Ernte 1913 aus und besorgte mir dann im August Weizenähren direkt vom Felde[9]), die ich als solche aufbewahrte und aus denen ich mir die Einzelkörner zu den Versuchen jeweils herauslöste. Mit diesen musste ich bis Anfang Dezember warten, da vordem nur vereinzelte Körner keimten. Dann erst war die Nachreife beendet und es keimten von den Kontrollen durchgängig 99—100%. Genau der gleiche Prozentsatz entwickelte sich aber auch nach 24stündiger Weiche in 5% Silbernitrat und entsprechender Nachbehandlung, wie folgender Versuch lehrt:

Serie A. 24 Std. 5% $AgNO_3$ geheiztes Zimmer,
B. 24 „ 5% $AgNO_3$ ungeheiztes Zimmer,
C. 18 „ wie A,
D. 18 „ wie B.

Mit der Nachbehandlung war ich in diesen Versuchen übertrieben[10]) vorsichtig und ließ 6 Std. in 2%, 18 Std. in 0,2%, 24 Std. in ganz verdünntem NaCl, und zwar all dies im kühlen Raum. Zum Schluss weichte ich noch 24 Std. in Wasser im warmen Zimmer nach. Es keimten:

8) Siehe vorstehend: S. 9.

9) In Laubenheim bei Mainz.

10) „Übertrieben", weil das gleiche Resultat, 100% Keimlinge, auch bei einfacherer Nachbehandlung erzielt werden konnte. Es genügte nach dem Silber zweimaliges kurzes Abspülen mit Wasser, gefolgt von:

| | Nach 2 Tagen | Nach 3 Tagen | Nach 7 Tagen |
|---|---|---|---|
| Serie A. | 92 | 98 | 100%, |
| B. | 97 | 98 | 100%, |
| C. | 93 | 97 | 99%, |
| D. | 96 | 98 | 99%, |

oder da jeweils 100 Stück benutzt wurden, von 400 nicht weniger wie 398, d. h. 99,5%. Von den beiden nicht gekeimten war überdies das eine am Embryo deutlich verletzt.

Die Entwickelung wurde — wie immer — bis zum Durchbruch der Plumula verfolgt und ergab keinerlei Abweichung von den unbehandelten Körnern.

Ich konnte aber die Einwirkungsdauer des Silbernitrates auf volle 72 Stunden ausdehnen, ohne die Keimfähigkeit zu vernichten.

50 Körner, die im Warmen 72 Std. mit 5% Silbernitrat behandelt waren, keimten sämtlich, und von 50, die im Kühlen dem gleichen Verfahren unterworfen wurden, 48. Allerdings entwickelten sich in diesen Versuchen nicht mehr alle Keimlinge normal, denn bei 3—4 von jeder Serie verkrümmte die Coleoptile in eigentümlicher Weise[11]), bei den übrigen zeigte sich bis zum Durchbruch der Plumula keine Abweichung vom Typus.

Nehme ich meine Versuche zusammen, so ergeben sie bei 685 Weizenkörnern, die 24 Std. mit 5% Silbernitrat behandelt wurden, 681 oder 99,4% normaler Keimpflanzen.

In Übereinstimmung damit keimten je 100 Körner, nach 24 Std. Quellung in $^1/_{10}$ oder $^1/_{100}$ Normalsilbernitrat, sämtlich ohne jede Spur einer Schädigung.

Aber auch eine höhere Silbernitratkonzentration, nämlich 10%, wurde 17 Std. lang ohne Schädigung ertragen. Denn aus 100 derart behandelten Körnern erwachsen ebensoviele normale Keimpflanzen[12]).

## IV.

Dass es sich bei dieser Resistenz um eine Schutzwirkung, ausgeübt von einer selektiv-permeablen Hülle, handle, hatte ich seinerzeit u. a. daraus erschlossen, dass Körner mit entblößtem Embryo schon bei einer kürzeren (14 Std.) Silbernitratbehandlung

---

3 Std. 2 % NaCl, dann Wasserweiche oder
24 Std. 0,2 % NaCl, danach Wasserweiche oder
48 Std. ca. 0,02 % NaCl, gefolgt von sofortigem Auslegen ins Keimbett. Jede dieser drei Serien umfasste 50 Körner, die sich ausnahmslos normal entwickelten und das bis zum Durchbruch der Plumula durch die in üblicher Länge ausgebildete Coleoptile.

11) Siehe im folgenden: S. 12 und 20.

12) Behandlung: 17 Std. 10 % $AgNO_3$; 6 Std. ca. $3^1/_4$ % NaCl;
18 Std. 0,2 % NaCl; 8 Std. Wasser.
Von 100 Körnern nach 48 Std. Keimbett gekeimt 100.

ausnahmslos zugrunde gingen[13]). Hier das ausführlich mitgeteilte Resultat der Wiederholungsversuche, bei denen ich mir die Arbeit insofern erleichterte, als ich nicht mehr den Embryo in seiner ganzen Ausdehnung freilegte, sondern mich damit begnügte, durch vorsichtiges Anritzen mit einer Nadel die Kontinuität der Hüllen über demselben zu unterbrechen. Das Ergebnis war eine volle Bestätigung meiner früheren Versuche. Denn von je 25 derart verletzter Samen keimte nach 24 Std. in 5% $AgNO_3$ nicht einer. Ebensowenig trat bei den auf diese Weise angeritzten Körnern Keimung ein, wenn die Konzentration der Silberlösung auf $^1/_{100}$ Normal, also etwa $^1/_{30}$ des obigen Wertes herabgesetzt wurde.

Die in gleicher Weise wie oben (S. 10) durchgeführte Nachbehandlung war auch bei entblößtem Embryo ohne schädigende Wirkung. So entwickelten sich von 25 angeritzten Körnern nach 6 Std. 2%, 18 Std. 0,2%, 24 Std. 0,02% NaCl und 24 Std. Wasser 24 normal und eines verkrüppelte. In einem entsprechenden Versuch, in dem auch noch das 2% NaCl wegblieb, sonst in gleicher Weise verfahren wurde, keimten alle normal. Oder mit anderen Worten, die Nachbehandlung ergab quantitativ und qualitativ dasselbe wie die Kontrollen, womit zugleich die Harmlosigkeit der Schalenverletzung an sich dargetan ist, was außerdem noch in einem besonderen Versuche erwiesen wurde.

Wurde bei den, wie angegeben, verwundeten Körnern die Dauer der Silberwirkung herabgesetzt, so ergab sich bei den wenigen von mir in dieser Richtung angestellten Versuchen das vorauszusehende Resultat, dass die Schädigung mit Abnahme der Wirkungszeit wie der Konzentration zurückging.

Körner mit über dem Embryo verletzter Schale:

5% $AgNO_3$, 4 Std.: Von 20 Samen keimt nicht einer.

$^1/_{100}$ Normal-$AgNO_3$, 4 Std.: Von 20 Samen keimen 9.

Aber von diesen entwickeln 4 nur 2 Würzelchen, worunter eines außerdem ohne Blattkeim, und 3 nur je 1 Würzelchen, wobei abermals 1 ohne Blattkeim. Die beiden anderen bildeten zunächst überhaupt keine Wurzeln aus, sondern schoben nur den Blattkeim vor. Durchgängig war ferner die Coleoptile sitzen geblieben, so dass der Blattkeim meist nur aus der verkrümmten Plumula bestand. Kurz von allen 9 oben als keimend bezeichneten Körnern war nicht eines normal. Von den übrigen spitzten, d. h. blieben auf den allerersten Stadien der Keimung stehen 3, während 5 überhaupt kein Anzeichen von Entwickelung verrieten. Selbst nach 2stündiger Einwirkung von $^1/_{100}$ Normalsilbernitrat, auf den ungeschützten Embryo war eine Schädigung durchweg erkennbar, wenn

13) Schroeder: S. 494. Bezüglich der anderen Gründe siehe im folgenden: S. 23 und 24.

3

2

1

auch weniger ausgesprochen als in den eben besprochenen Versuchen mit 4 Std. Behandlung.

Aber nicht jede Schalenverletzung oder jede Verletzung überhaupt bewirkt bei ca. 24 Std. Berührung mit 5% $AgNO_3$ Verlust der Keimfähigkeit. Diesen Effekt haben lediglich Wunden unmittelbar am Embryo oder doch nur in solcher Entfernung von demselben, dass das durch Ausfällung und Adsorption wohl gegen das Wasser zurückbleibende Silbernitrat in der gewählten Einwirkungszeit bis zu ihm zu diffundieren vermag. Denn als ich bei je 25 Körnern die äußerste Spitze bis zum makroskopisch erkennbaren Bloßlegen des Stärkeendosperms glatt abschnitt und sie dann für 24 Std. in 5% oder in $^1/_{100}$ Normal-$AgNO_3$ einbrachte, danach wie oben mit NaCl und Wasser bearbeitete, keimten von der $^1/_{100}$ Normalserie alle 25, von der 5%-Serie 21, während 3 der letzteren auffallend in der Entwickelung zurückblieben und eines überhaupt nicht keimte. Schnitte lehrten, dass die am Lichte sich schwärzende Chlorsilberzone, wenn typische Keimung eintrat, nicht bis zum Scutellum reichte, zuweilen allerdings erst unmittelbar davor endete. Bei den nur gespitzten oder nach eingetretener Keimung bald absterbenden Körnern war die Silberlösung bis in die Spitze des Scutellums vorgedrungen[14]). Prinzipiell ebenso verhielten sich Körner, die vor der Ag-Weiche durch einen Nadelstich am Rücken verletzt waren. In anderen Versuchen resultierte etwas mehr Ausfall, das ist verständlich und es ist wertlos, hier nach bestimmten Keimungsprozenten zu streben. Die Größe der Wunde, der variable Abstand Embryo, Wunde, die Temperatur mit ihrer Beeinflussung der Diffusionsgeschwindigkeit, geben genügende Gründe für schwankende Resultate.

Als Fazit aus diesen Versuchen mit dem selbstgeernteten Weizen ergibt sich demnach, dass: Die Keimfähigkeit beim unversehrten Material — wie es ohne Auslese beim Isolieren von der Spindel vorlag — durch 24stündige Behandlung mit 5% Silbernitratlösung in keiner Weise alteriert wurde, sondern es resultierte danach der gleiche Prozentsatz normal entwickelter Keimpflanzen wie bei den Kontrollen. Gegenversuche an Körnern mit entblößtem Embryo lehren, dass diese Widerstandsfähigkeit als Membranfunktion anzusprechen sei.

Oder mit anderen Worten genau das, was ich in der angegriffenen Arbeit auf Grund meiner damaligen Befunde behauptet hatte.

14) Als gespitzt bezeichne ich Körner, bei denen der Keimling eben die Schale durchbrochen hat.

V.

Ich habe mich bisher auf Weizen beschränkt, weil mir dieser das Hauptobjekt meiner früheren Arbeiten[15]) besonders nahe lag und weil gerade dieser, wie oben ausgeführt, jede Schädigung besonders deutlich erkennen ließ.

Die gleichen Resultate erzielte ich mit Roggen (Ernte 1913 aus hiesiger, Kieler Gegend). Auch dieser stand mir, dank der freundlichen Vermittlung von Herrn Dr. Blohm, ungedroschen zur Verfügung und wurde durch mich von der Spindel gelöst.

Versuch 1. Je 50 Körner. (Vorversuch.)

Behandlung: A. 22 Std. 5% $AgNO_3$; $7^1/_2$ Std. 2% NaCl; 16 Std. 0,2% NaCl.
26 Std. Wasser.
Gesamtweiche: $71^1/_2$ St.
B. Kontrolle 50 Std. in Wasser.

| Gekeimt nach Tagen: | 4 | 6 | 9 | 12 | 20 | Ungekeimt |
|---|---|---|---|---|---|---|
| A. | 42 | 46 | 47 | 48 | 49 | 1 |
| B. | 4 | 16 | 36 | 46 | 46 | 4 |

Versuch 2. Je 100 Körner.

Behandlung: A. 21 Std. 5% $AgNO_3$; $5^1/_2$ Std. 2% NaCl; $17^1/_2$ Std. 0,2% NaCl.
24 Std. Wasser.
Gesamtweiche: 71 Std.
B. Kontrolle 65 Std. in Wasser.

| Gekeimt nach Tagen: | 2 | 4 | 9 | Ungekeimt |
|---|---|---|---|---|
| A. | 61 | 96 | 96 (ferner 1 nur gespitzt) | 3 |
| B. | 44 | 72 | 96 (ferner 2 gespitzt) | 2 |

Die Plumula hatte die Coleoptile durchbrochen:

| Nach Tagen: | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|
| Bei A in | 70 | 85 | 91 Fällen |
| Bei B in | 57 | 77 | 87 „ |

Diese 91 Keimpflanzen hatten sich trotz der Silberbehandlung in typischer Weise entwickelt[16]). Zu ihnen kommen noch 5, denen

15) Vergl. außer der mehrfach zitierten Arbeit auch: Flora 102 (1911), S. 186.

16) Vielleicht waren die, übrigens sonst gut ausgebildeten, Wurzelhaare bei den mit Silber behandelten Pflanzen nicht ganz so zahlreich als bei den Kontrollen. Doch bin ich dem nicht weiter nachgegangen, so dass auch andere Ursachen als die Silberbehandlung wirksam gewesen sein können.

der Durchbruch durch die Schale Schwierigkeiten bereitete. Von 4 derselben wurden diese überwunden, während 1 mit seiner aus der Coleoptile hervorgestreckten Plumula innerhalb des breiigen Endosperms in mannigfacher Weise hin- und hergewachsen war. Bei den 4 schließlich — natürlich ohne mein Zutun — befreiten brach ebenso die Plumula aus der mehr oder weniger verkrümmten Coleoptile durch und 2 derselben waren in der Lage, zu typischen Keimlingen auszuwachsen. Die beiden anderen hingegen blieben verkrüppelt, besonders behielt die Spitze des ersten Laubblattes eine Einkrümmung neben einer anormalen Verdickung. Bezüglich der möglichen Gründe für diese bei den Kontrollen nicht oder sehr viel seltener beobachteten Anomalie verweise ich auf das Folgende[17]). Zunächst dürfen wir sie außer acht lassen, denn selbst, wenn man die fraglichen 5 und ebenso die bloß gespitzten Körner weglässt, resultieren im Silbernitratversuch 91 normale Keimlinge gegen 96 in der Kontrolle oder 95 % des normalen Wertes. Andernfalls erhält man die Keimziffer der unbehandelten Proben.

Die Resektionsversuche verliefen beim Roggen genau wie beim Weizen, wie folgende Zusammenstellung zeigt:

Behandlung: Je 20 Körner.

A. Schale über Embryo durchgerissen.

B. Spitze des Kornes weggeschnitten.

C. Im oberen Drittel durch einen Nadelstich in der Flanke verletzt.

D. Unverletzte Kontrolle.

A—D: 18 Std. 5 % $AgNO_3$, $5^1/_2$ Std. 2 % NaCl; $17^1/_2$ Std. 0,2 % NaCl; 24 Std. Wasser, Gesamtweiche 65 Std.

E. Schale über Embryo durchrissen; nicht mit $AgNO_3$ behandelt, sonst wie oben; also $5^1/_2$ Std. 2 % NaCl u. s. w.; Gesamtweiche 47 Std.

| Nach 8 Tagen: | A. | B. | C. | D. | E. |
|---|---|---|---|---|---|
| Gekeimt | 0 | 19 | 16[18]) | 18[18]) | 20 |
| Nicht gekeimt | 20 | 1 | 2 | 0 | 0 |

Also wie beim Weizen tötet die Silberbehandlung (5 %; 18 Std.) die Körner mit entblößtem Embryo ausnahmslos, nicht aber die in gewisser Entfernung vom Keimling verletzten. Ebensowenig alteriert die Nachbehandlung allein beim Fehlen des Silberbades die Keimfähigkeit von Roggen mit unbedecktem Embryo. Doch zeigten von

17) S. 20.

18) Bei C. und D. die beiden fehlenden Körner nur gespitzt. In letzterer Serie entwickelte sich das eine davon in der Folge normal weiter, das andere blieb stehen. Bei C. zeigte das eine, der Untersuchung geopfert, die geschwärzte AgCl-Zone, bis in die Spitze des Scutellums reichend.

den 20 in letzterem Falle (E.) gekeimten nicht weniger als 6 Unregelmäßigkeiten, wie Verkrümmung der Coleoptile, basal seitliches Herausschieben der Plumula aus dieser bezw. Einrollung und Anschwellung der Spitze des ersten Laubblattes; kurz Erscheinungen, die an die (S. 16) beschriebenen Anomalien erinnern.

Im übrigen verweise ich auf das vorn S. 12 beim Weizen Ausgeführte und füge nur zu, dass nach 10 Tagen der Durchbruch der Plumula mit folgender Frequenz registriert wurde: A. 0; B. 18; C. 16; D. 17[19]; E. 20[20]) Individuen.

## VI.

Der Besprechung des Verhaltens der Gerste sei eine kurze methodische Bemerkung vorangestellt. Die Keimung vollzog sich in den Versuchen mit Weizen und Roggen durchweg in geschlossenen sterilisierten Petrischalen auf 3–4 Lagen Filtrierpapier bei loser Bedeckung mit einer Einzellage. Weizen, Roggen und die infolge der Behandlung mit einer Chlorsilbereinlagerung in Spelzen und Schale versehenen Gerstenkörner keimten dabei normal, d. h. zu 90—100 % oder doch im gleichen Prozentsatz wie beiderseits umhüllt von 4 Lagen Filtrierpapier zwischen Glasplatten. Nicht versilberte Gerste zeigte jedoch bei letzterer Behandlung zumeist eine höhere Keimfähigkeit. Es dürfte dies wohl auf ein größeres Feuchtigkeitsbedürfnis der Gerste zurückzuführen sein, das aber bei Silbereinlagerung, vielleicht infolge erschwerter Durchlässigkeit für Wasser, nicht zutage tritt. Wenigstens scheint dies die einfachste Erklärung, weiter verfolgt habe ich die Frage nicht.

Als Konsequenz aus dieser Erfahrung ergab sich, dass die Keimung der Gerste zwischen Glasplatten zu erfolgen hatte; natürlich dann für Kontrollen und mit Silbernitrat behandelte Körner in gleicher Weise. Doch habe ich im folgenden auch die älteren Versuche in Petrischalen mit aufgeführt, jedoch jedesmal unter ausdrücklichem Hinweis auf die Methodik.

Die Weiterentwickelung bis zum Durchbruch der Plumula wurde nach Scheidung der gekeimten und der ungekeimten Körner einfach in der offenen Petrischale weiter verfolgt. Wurde der Boden recht feucht gehalten, es stand bei diesen vorgerückten Stadien in der Regel Wasser darin, so erübrigte jeder Transpirationsschutz.

Die Methoden sind primitiv, da sie aber zweifelsfreie Resultate ergaben, hatte ich keine Veranlassung, von denselben abzugehen.

## VII.

Auch unter den Gersteproben fand ich unschwer solche, die nach der Silberbehandlung die gleichen Keimprozente ergaben wie die Kontrollen: Dies Verhalten zeigte z. B. die eingangs erwähnte Hannagerste[21]) (Erntejahr unbekannt). Ebenso Handelsware (Ernte 1912), wie folgende Tabelle zeigt (s. oben S. 17):

Das gleiche Material ergab in Petrischalen für die $AgNO_3$-Serie nach 12 Tagen 84 normale Keimlinge, 5 mit verkrümmter Coleoptile und 11 ungekeimte Körner. Bei 75 der Keimlinge war zu diesem Termin die Plumula durchgebrochen. Von den Kontrollen (65 Std. Wasserweiche) keimten bei dieser Anordnung nur 55 von 100.

19) Darunter 1 abnorm Verkrümmtes.
20) Darunter die 6 vorstehend erwähnten verkrümmten Individuen.
21) S. 9.

Versuch A. 100 Körner, Keimung zwischen Glasplatten.
Serie I: 24 Std. 5% $AgNO_3$; 7 Std. 2% NaCl; 15 Std. 0,2 % NaCl, 26 Std. Wasser. Gesamtweiche 72 Std.
Serie II: Wasser (mehrmals erneuert) 72 Std.

| Gekeimt nach Tagen: | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|
| Serie I | 84 (13) *) | 86 (11) | 87 (10) | 88 (9) |
| Serie II | 79 (21) | 83 (17) | 86 (14) | 86 (14) |

Die eingeklammerten Werte: Anzahl der ungekeimten Körner.
*) Die 3 fehlenden waren gekeimt, hatten Schwierigkeiten beim Durchbrechen der Schale.

Bei einer selbst von der Spindel befreiten Probe[22]) konnte ich nach Silbernitratbehandlung in Petrischalenkultur von 100 Körnern nach 4 Tagen 74 und nach 9 Tagen 83 durchaus normale Keimlinge erzielen. Nach 13 Tagen war bei diesen allen die Plumula durchgetreten. Verkrüppelte Individuen beobachtete ich hier überhaupt nicht.

Wenn auch die Kontrolle in der Petrischale nur 25 Keimlinge bei 75 ungekeimten Körnern ergab, stelle ich den Versuch doch hierher, weil zwischen Glasplatten von unbehandelten Körnern 88—92% keimten.

Bei anderen Proben fand ich aber tatsächlich eine Erhöhung der Keimprobe durch die Silberbehandlung[23]). So bei einer Hannagerste des Handels (Ernte 1913).

Versuch B. 100 Körner. Keimung zwischen Glasplatten. Serien und deren Behandlung wie bei Versuch A.

| Gekeimt nach Tagen: | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|
| Serie I | 68 | 69 | 69 | 71 (29)[24]) |
| Serie II | 46 | 46 | 48 | 48 (52) |

Bei Serie II (unbehandelte Kontrolle) vom 5. Tage ab starke Entwickelung von Schimmelpilzen, die mich am 7. Tage veranlasste, den Versuch abzubrechen.

In der Petrischale war in diesem Falle die Keimung sehr schlecht, doch ergab sich auch so ein Plus für die Silberbehandlung. Das eine Mal keimten 62 der Silberserie gegen 12 der Kontrolle, das andere Mal 48 gegen 24; alles von je 100 Körnern.

Ebenso verhielt sich eine andere Gerstenprobe, die ich wieder selbst entspindelte.

22) Auch die Gerstenähren verdanke ich Herrn Dr. Blohm.

23) Ebenso gibt Appel eine Erhöhung der Keimziffer nach Silberbehandlung an (Jahresber. der Vereinigung für angewandte Botanik. Jahrg. IX (1912). S. XIV).

24) Die Klammerwerte Anzahl der ungekeimten Körner.

Versuch C. Frequenz, Behandlung, Serien wie bei Versuch A u. B.

| Gekeimt nach Tagen: | 4 | 5 | 6 | 8 |
|---|---|---|---|---|
| Serie I | 79 | 80 | 80 (20) | 80 (20)[25]) |
| Serie II | 27 | 29 | 29 | 30 (70) |

Auch in der Petrischale keimten von der Kontrolle nur 30, von der Silberserie 80 von jeweils 100. Von diesen hatten 7 Schwierigkeiten beim Durchbruch der Coleoptile. Doch konnten sie sämtlich in der Folge dies ausgleichen und zu gesunden Pflänzchen erwachsen.

Diese fördernde Wirkung kann natürlich nur bei relativ schlechtem Keimgut in Erscheinung treten. Die Gründe dafür werden sekundär sein. Vor allem ist an die in obigen Versuchen deutlich erkennbare desinfizierende Wirkung des Silbernitrates zu denken. Auch reagierte meine Lösung gegen Lackmus schwach sauer, was vielleicht günstig bezw. als Reiz gewirkt haben mag[26]).

Resektionsversuche habe ich mit Gerste nicht vorgenommen.

## VIII.

Aus den vorstehend ausführlich beschriebenen Versuchen geht in völlig einwandfreier Weise hervor, dass für Weizen, Gerste und Roggen nach 24stündiger Behandlung mit 5% Silbernitrat qualitativ und quantitativ normale Keimung möglich ist. Doch zeigten nicht alle untersuchten Proben dieses Verhalten. Wohl keimte stets ein gewisser Prozentsatz in normaler Weise, aber der Ausfall war zuweilen recht erheblich. So betrug bei dem eingangs erwähnten Sommerweizen die Keimfähigkeit der silberbehandelten Körner nur 37—56% des normalen Wertes und bei der nackten Gerste ca. 30—50% desselben. Oder mit anderen Worten, die Hälfte bis zwei Drittel der keimfähigen Körner sind durch das Salz getötet worden, es muss dasselbe also bis zum Embryo vorgedrungen sein. Dies wird möglich sein bei einer durch Außenfaktoren bewirkten Verletzung der selektiv permeablen Hülle, welche nicht in allzu großer Entfernung vom Embryo gelegen ist.

Nun scheint aber aus leicht ersichtlichen Gründen gerade diese Region der Schale am meisten gefährdet und ein alter Versuch von Werner[27]) lehrt schon, dass bei Maschinendrusch – und bei den beiden bei mir in Frage kommenden Handelsproben dürfte

25) Von diesen 20 waren 17 gespitzt, dann aber in der Entwickelung stehen geblieben.

26) Vergl. Lehmann und Ottenwälder: Zeitschr. f. Botanik, Bd. 5 (1913) und die dort zitierte Literatur.

27) Angeführt nach Körnicke-Werner: Handb. d. Getreidebaues, Bd. II (1885), S. 48, 49. Der Versuch selbst wurde schon 1867 publiziert.

dieser wohl vorgelegen haben — Schalenbeschädigungen in obigem Umfange vorkommen kann. Werner fand für Weizen, dass die übliche Dreschmethoden die Keimkraft nicht beeinträchtigen, er erzielte durchweg rund 97%. Wurde das Saatgut mit Kupfervitriol gebeizt, so fielen bei Handdrusch nur 2—4%, bei Maschinendrusch hingegen je nach der Art der Behandlung 25–62% aus. D. h., dieser Anteil hatte Schalenverletzungen, die einen Zutritt des Giftes zum Embryo gestatteten. Wenn also die heutigen Verfahren nicht schonender sind, was ich nicht weiß, so kann man allein damit Ausfälle von der oben angegebenen Größenordnung befriedigend erklären. Es werden aber noch andere Umstände einen Ausfall bei der Silberbehandlung bewirken können. So z. B. Auskeimen auf dem Felde, das nicht unbedingt bezw. sofort den Verlust des Keimvermögens zur Folge zu haben braucht[28]), wohl aber die Kontinuität der Hüllen gerade über dem Embryo zerstören wird. Oder ungenügende Reife begleitet von unvollkommener Ausbildung der selektiv permeablen Schicht u. s. w.[29]).

Man wird daher diese — bei meinen Versuchen — Ausnahmen weder gegen die wohlbegründete Annahme[30]) einer semipermeablen Hülle der oben genannten Getreidearten verwerten können noch auch gegen das Nicht- oder doch sehr langsame[31]) Permeieren des Silbernitrates, das nach Versuchen von Shull[32]) die sonst mit ähnlichen Qualitäten ausgerüstete Samenschale von *Xanthium glabratum* leicht durchwandert.

Entsprechendes gilt für die mehrfach erwähnten Körner, bei welchen der Durchbruch der Coleoptile durch die Schale nur schwierig oder in sehr seltenen Fällen überhaupt nicht sich vollzog und eine mehr oder weniger verkrümmte Coleoptile resultierte; beim Roggen zum Teil auch die Spitze des ersten Laubblattes in Mitleidenschaft gezogen war[33]). Denn es handelt sich auch hierbei um Ausnahmen, die zuweilen ganz fehlten und wo sie vorkamen, stets in bescheidenen Grenzen blieben (3—7%), so dass auch nach ihrem Abzug — und sie sind vorstehend den keimenden Körnern entweder nicht zugezählt oder der Zahl nach ausdrücklich aufgeführt — annähernd normale Keimprozente resultieren. Trotzdem liegt offensichtlich eine Folge der Behandlung vor, denn wenn auch unter den zahlreichen Kontrollen mir hin und wieder ein derartiger

28) Vergl. Rabe: Flora, Bd. 95 (1905), S. 253 bezw. 255 und die dort angegebene Literatur.

29) S. auch im folgenden (S. 21) die Erörterung der Möglichkeit eines langsamen Permeierens des Silbernitrates.

30) Vergl. auch die in meinen Arbeiten zitierten Abhandlungen von A. Brown.

31) S. folgende Seite.

32) Bot. Gazette, Bd. 54 (1913), S. 169.

33) Über ähnliche Missbildungen berichtet auch Birkner, l. c., S. 188.

Krüppel begegnete, so waren sie doch dort sehr viel seltener. Die Beobachtung, dass ähnliche Anomalien und in höherer Proportion bei meinen Resektionsversuchen vorkamen und zwar dann, wenn die Verletzung wohl vom Embryo entfernt lag, aber doch so, dass das Gift bis ins Scutellum vordrang, legte die Vermutung nahe, dass auch bei den abnormen Körnern derartige lokalisierte Wunden vorhanden gewesen seien. Da ich aber das dann im Endosperm zu erwartende Silber dort nicht finden konnte, halte ich diese Deutung für ausgeschlossen. Wahrscheinlicher scheinen mir die folgenden Alternativen, zwischen denen ich eine Entscheidung nicht treffen kann. Entweder handelt es sich um eine durch die Behandlung verursachte Änderung der mechanischen Eigenschaften der Kornhüllen, schon das eingelagerte Chlorsilber könnte vielleicht derart wirken, womit auch die Beeinflussung des ersten Laubblattes durch die nicht getötete Coleoptile hindurch befriedigend erklärt wäre. Oder aber das Gift kommt wirklich — aber dann nur für kurze Zeit und in geringer Konzentration, sonst müsste der Effekt ein stärkerer sein — in Berührung mit der Coleoptile. Das wäre möglich, wenn der quellende oder sich streckende Keimling am Ende der Einwirkungszeit oder doch ehe das ausfällende Kochsalz weit genug vorgedrungen, die Hülle an einer Stelle sprengt. Aber dann dürfte doch wohl zuerst eine Schädigung der Wurzel zu erwarten sein[34]). Daher halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass eine Spur des Silbersalzes innerhalb der 24 Stunden bei einzelnen Körnern gewisser Proben eben die selektiv permeable Hülle passiert. Das widerspricht der Annahme einer derartigen Hülle nicht, denn, wie ich früher wiederholt betonte[35]) und wohl auch allgemein angenommen wird, dürfen wir in permeierenden und nichtpermeierenden Stoffen keine prinzipiell verschiedenen Körperklassen erblicken, sondern nur den Ausdruck einer durch Zwischenglieder verknüpften extremen graduellen Verschiedenheit. Und da es mir seinerzeit gelang, durch Änderung der Zusammensetzung des Außenmediums (Alkoholzusatz)[36]) ein rasches Eindringen des Silbernitrates zu bewirken, halte ich ein langsames aus rein wässeriger Lösung für sehr wohl möglich. Hier müssen weitere Versuche einsetzen. Doch sei auch darauf

34) Eine solche beobachtete Nestler (Sitzungsber. d. Wien. Akademie Math.-Nat. Klasse: Bd. 113, Abteil. I (1904), S. 542, Anm.) bei *Lolium temulentum* nach 24stünd. Behandlung mit 10 % Kupfersulfat.

35) Centralblatt für Bakteriologie etc., II. Abteil., Bd. 28 (1910), S. 494, Anm. Flora, Bd. 102 (1911), S. 186.

36) Die Möglichkeit, dass durch den Alkohol eine Lösung gewisser Membranstoffe bewirkt und damit die Änderung der Durchlässigkeit veranlasst werde, scheint mir ausgeschlossen; wenigstens konnte ich in in Alkohol (50 %) vorbehandelten Körnern, nach Trocknen, bei darauffolgendem Einweichen in 5 % $AgNO_3$ kein Silber im Korninneren auffinden.

hingewiesen, dass bei verletzten Körnern NaCl-Behandlung allein einen starken Prozentsatz ähnlicher Krüppel ergab[37]).

Wenn also auch im einzelnen noch gewisse Fragen der Aufklärung harren, so stört dies nicht die allgemeinen Resultate, weder in theoretischer noch in praktischer Hinsicht. In letzterer — methodisches Hilfsmittel bei physiologischen Versuchen — und diese steht eigentlich hier allein in Frage, hatte ich schon früher Sorgfalt bei der Auswahl des Keimsaatgutes empfohlen[38]). Man wird also zunächst nach widerstandsfähigen Proben zu suchen haben. Doch dürfte deren Beschaffung keine unüberwindliche Schwierigkeiten bieten, denn meine diesmal benutzten Gersteproben zeigten mit alleiniger Ausnahme der nackten Gerste diese Resistenz, ebenso der einzige geprüfte (selbstentspindelte) Roggen und von zwei Weizenmustern das eine selbstgeerntete[39]).

Den Widerspruch zwischen meinen Befunden und denen Birkner's mit von diesem persönlich entspindelter, also wohl unverletzter Gerste, kann ich nicht aufklären. Denn er erhielt z. B. nach 12 Stunden nur noch die folgenden Keimprozente: N/10 $AgNO_3$ : 3 %, N/50 : 25 % und N/100 : 75 %. Die Annahme, dass etwa wie in den Versuchen Arcichovskij's[40]) mit Erbsen die schwächere (N/10—N/100) Giftkonzentrationen Birkner's in höherem Maße schädigend gewirkt haben könnten als meine stärkeren (5 %), wird dadurch ausgeschlossen, dass ich sowohl bei Weizen wie bei Gerste gegen N/10 und N/100 $AgNO_3$ die gleiche Widerstandsfähigkeit fand wie gegen 5 % Lösung. Auch in Birkner's Versuchen ergibt sich Zunahme der Intensität der Wirkung mit steigender Konzentration. Im übrigen scheint Birkner bei höheren Temperaturen gearbeitet zu haben wie ich, wenigstens glaube ich diese aus der Kürze seiner Weichdauer (36 Stunden) und aus der Tatsache erschließen zu können, dass er die Keimfähigkeit bereits nach 36 Stunden registriert. Vielleicht verhält sich auch sein — amerikanisches — Material anders als das Meine. Aber abgesehen von den damit eröffneten Möglichkeiten kann ich mich des Verdachtes nicht ganz erwehren, dass Birkner bei der Entfernung bezw. dem Unschädlichmachen des in der Fruchtschale vorhandenen Silbernitrates nicht sorgfältig genug vorgegangen sei. Denn er spült nach dem Silber-

37) Die Missbildungen (Schleifen), die Nestler (l. c., S. 541) für *Lolium temulentum* nach $HgCl_2$ beschreibt, dürfte anderer Natur sein.

38) Schroeder: S. 505.

39) Vergl. auch die S. 18 zitierte Angabe Appel's. Ferner Jauerka (Diss., Halle 1912, S. 15). Letzterer fand für zwei Weizenproben nach Silberbehandlung (5 % Lösung), folgende Keimfähigkeit: Blaue Dame 87,5 und Strube's Schlesischer 72 % des normalen Wertes. Der Rückgang wird von ihm auf den Einfluss verletzter Körner zurückgeführt.

40) Biochem. Zeitschr., Bd. 50 (1913), S. 233.

bad lediglich ab, quillt dann in destilliertem Wasser — also bei völligem Ausschluss von Chlorid — und nun erst unmittelbar vor der Übertragung ins Keimbett folgt NaCl-Behandlung. Diese besteht aber ebenfalls nur im Abspülen und ein gründliches Nachwaschen mit Wasser beseitigt auch rasch wieder das somit nur kurze Zeit, d. h. oberflächlich vorhandene Chlorid.

Dass eine Störung der Bakterienentwickelung die Ursache des Rückganges der Keimprozente sei, glaube ich nicht. Denn in meinen früheren Versuchen keimten die Körner in klarer — also steriler — Bouillon[41]). Vielleicht ist diese immer wiederkehrende Behauptung der Notwendigkeit einer Bakterienmitwirkung bei der Gerstenkeimung darauf zurückzuführen, dass Säurebildung durch jene die fehlende Nachreife ersetzt.

## IX.

Unlängst hat sich Th. Bokorny[42]) mit meiner Arbeit beschäftigt und will, wenn ich ihn recht verstehe, den Unterschied in der Wirkung des Sublimates und des Silbernitrates damit erklären, dass dieses in höherem Maße der Ausfällung unterliege als jenes. Dass Silbernitrat stark ausgefällt und adsorbiert wird, ist sicher und bei den Versuchen mit an der Spitze angeschnittenen Körnern werden diese Faktoren die Ursache sein, warum es volle 24 Stunden und mehr dauert, bis das Gift zum Embryo gelangt, aber am unversehrten Korn halte ich doch die selektiv permeable Membran für ausschlaggebend, und zwar aus folgenden Gründen, die zum Teil meinen älteren Arbeiten entnommen sind[43]).

1. Isotone Lösungen von Silbernitrat und Chlornatrium deprimieren die Wasseraufnahme des unversehrten Weizenkornes annähernd um den gleichen Betrag[44]). Für NaCl wurde dabei eine

41) Schroeder: S. 503.

42) Biochem. Zeitschr., Bd. 62 (1914), S. 58.

43) Den beiden oben zitierten Abhandlungen.

44) Dass die Depression der Wasseraufnahme durch Silbernitrat nicht durch veränderte Durchlässigkeit der mit Silbersalz imprägnierten Schale bedingt ist, in der Weise etwa, wie ich das früher für Osmiumsäure gefunden habe, beweist auch noch folgender Versuch:

Vorbehandlung: Serie A. Weizen 24 Std. in 5 % $AgNO_3$ geweicht, danach zuerst in Luft, dann im Trockenschrank bei ca. 50° C getrocknet.
Serie B. Weizen 24 Std. in Wasser geweicht, darauf getrocknet wie A.

Wasseraufnahme in % des Anfangsgewichtes beim Einweichen der so vorbehandelten Körner in reinem Wasser.

| Nach Stunden: | 7 | 22 |
|---|---|---|
| Serie A. | 20 | 34,5 |
| Serie B. | 23 | 35,5 |

D. h., die Körner der Serie A, deren mit Silber durchsetzte Schale dunkelbraun gefällt war, nehmen das Wasser ebenso rasch auf als die nur mit Wasser vorbehandelten.

Titerzunahme der Lösung festgestellt, die unter Berücksichtigung der durch die Tiefenlage der semipermeablen Membran bedingten Korrektur rund der durch direkte Wägung ermittelten Wasseraufnahme entsprach. Bei angeschnittenen Körnern ist eine Hemmung der Wasseraufnahme nicht festzustellen [45]).

2. Während sich im Inneren des verletzten Kornes das Silber unschwer feststellen lässt, misslang sein Nachweis bei unversehrter Kornhülle.

3. Die Resistenz ist streng an die Kontinuität der Schale über dem Embryo geknüpft.

Im Gegensatz dazu bewirkt Sublimat keine Depression der Wasseraufnahme, ist im intakten wie im angeschnittenen Korn leicht aufzufinden und äußert seine Giftwirkung auch bei Abwesenheit von Verletzungen.

Von diesen Tatsachen spricht in erster Linie die Titerzunahme für die Bedeutung einer semipermeablen Membran. Ich habe darum neuerdings auch Silbernitrat in dieser Beziehung untersucht und auch für dieses eine Titerzunahme gefunden, aber mit Sicherheit [46]) nur dann, wenn relativ viel Weizen (100 Körner) mit kleinen Mengen (10 ccm) hochkonzentrierter (10 %) Salzlösung behandelt wurde. So enthielt einmal die Lösung in 5 ccm vor der Weiche 0,496 g $AgNO_3$ und nachher 0,522 g; angeschnittene Körner hingegen bewirkten eine Titerabnahme auf 0,468 g in 5 ccm. Ein anderer Versuch ergab vorher 0,480 g in 5 ccm und nachher 0,521 g. Die aus letzteren Daten errechnete Wasseraufnahme beträgt 0,5 g gegen 1,35 des tatsächlichen Befundes. Diese Differenz ist größer als die früher bei NaCl-Versuchen gefundene, d. h. geht über den Betrag dessen, was an Salzlösung die Fruchtschale imbibiert, hinaus. Das dürfte auf Silberfällung bezw. Adsorption zurückzuführen sein, eine Annahme, mit der die oben erwähnte Titerabnahme bei Verwendung angeschnittener Körner übereinstimmt.

Durch die Titerzunahme der Silberlösung unter dem Einfluss quellender unbeschädigter Weizenkörner ist aber einwandfrei bewiesen, dass der Lösung Lösungsmittel in stärkerem Maße entzogen wurde als gelöste Substanz. Diese Tatsache dürfte in Verbindung mit den oben vorgebrachten Gründen ziemlich deutlich zugunsten der Annahme einer selektiv permeablen Hülle sprechen.

Kiel, 1. August 1914.

45) Vergl. für Silbernitrat speziell den auf Kurve I S. 189 (Flora, Bd. 102) wiedergegebenen Versuch.

46) Sie war aber auch bei schwächeren Konzentrationen N/10 (10 ccm auf 100 Körner) erkennbar.

## Bindung von Ammoniak durch das Zelleneiweifs.

Von Dr. Th. Bokorny.

Verfasser hat schon vor einiger Zeit darauf hingewiesen (Chem. Ztg. 1912, p. 1050), dass die Schädlichkeit des Tabakrauches bei Pflanzen, die nach H. Molisch (Bakt. Centralbl. Bd. 31, Nr. 11/15 und Naturw. Umschau, 1912, S. 51) erstaunlich groß ist, wahrscheinlich durch den Ammoniakgehalt des Rauches hervorgerufen wird.

Das Kohlenoxyd, welches von H. Molisch verantwortlich gemacht wird, ist nicht schuld; denn dasselbe wirkt auf Pflanzen gar nicht giftig.

Für höhere Tiere (Vögel, Säugetiere) ist das Kohlenoxyd tödlich durch Kohlenoxydhämoglobinbildung.

Auch das Nikotin kann es nicht sein, was den Tabakrauch so schädlich für Pflanzen macht, denn es wirkt schon bei 0,1% Verdünnung nicht mehr recht nachteilig.

Ammoniak aber wirkt noch bei 0,1, sogar 0,05 und 0,025% schädlich und wachstumshemmend auf Pflanzen, z. B. Keimlinge ein. Ja sogar 0,01% hat noch eine Verzögerung des Wachstums zur Folge; es tritt zwar eine Keimung ein (an Kresse, Gerste, Wicke, Hanf, Erbse, Bohne), aber langsamer als beim Kontrollversuch.

Der Grund, warum das Ammoniak so schädlich wirkt, liegt in der leichten Verbindungsfähigkeit des Ammoniaks mit dem Zelleneiweiß.

In vielen Fällen lässt sich mikroskopisch eine Körnchenbildung innerhalb des Protoplasmas erkennen, wenn sehr verdünntes Ammoniak eingewirkt hat (Ammoniakgranulationen, die den mit Coffein und einigen anderen basischen Stoffen erhältlichen Granulationen zu vergleichen sind).

Das Ammoniak hat sich dann mit dem Zelleneiweiß verbunden, was bald zum Tode der Zellen führt.

Nur wenn man das Ammoniak sogleich wieder auswäscht, kann man eine Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes, d. h. ein Verschwinden der Körnchen erreichen und damit ein Weiterleben ermöglichen.

Wie jede chemische Bindung findet auch diese ihr Ende bei einer gewissen höheren Verdünnung.

Man muss aber beim Ammoniak sehr hoch gehen.

Denn ich fand, dass man an Spirogyren mit Ammoniak sogar bei Verdünnung 1:20000 noch Körnchenausscheidung erhalten könne.

Ohne jede Einwirkung dürften also nur noch höhere Verdünnungen sein; das werden auch die Konzentrationen sein, bei welchen das Ammoniak ernährend auf die Pflanzen einwirkt. Die ernährende Wirkung des freien Ammoniaks muss dann naturgemäß schwach sein.

Ammoniaksalze reagieren teilweise auch mit dem Zelleneiweiß, z. B. das kohlensaure Ammoniak, aber viel schwächer; ihre Schädlichkeit wird also viel geringer sein.

Kohlensaures Ammoniak (und kohlensaures Natron) können „Aggregationserscheinungen", das sind jene Granulationen, hervorbringen. Die Verdünnungsgrenze, bei welcher die Wirkung hier eintritt, liegt aber wesentlich tiefer als beim freien Ammoniak.

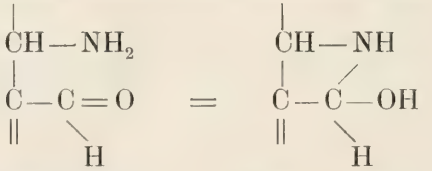
Das freie Ammoniak scheint eine besonders große Verbindungsfähigkeit zu haben. Sogar die starken fixen Basen Kali und Natron können sich damit nicht vergleichen.

Wir müssen übrigens unterscheiden zwischen Bindung des sehr verdünnten Ammoniaks und Bindung des relativ wenig verdünnten Ammoniaks.

Letztere tritt analog der gewöhnlichen Basenbindung durch das Zelleneiweiß ein, indem $NH_3$ mit Wasser zu $NH_4 \cdot OH$ wird und nun als Base sich mit den Säuregruppen des Eiweißes verbindet, gerade wie Kali und Natron.

Erstere ist eine Bindung als Aldehydammoniak, indem die Aldehydgruppen des aktiven Albumins mit dem Ammoniak reagieren, was im anderen Falle nicht möglich ist, da sofort Umlagerung stattfindet (siehe O. Loew, Chem. Kraftqu., p. 23).

Konzentrierte Ammoniaklösungen bewirken ebenso wie auch andere Schädlichkeiten sofort ein Absterben des Protoplasmas und damit eine Umlagerung des aktiven Albumins nach dem Schema:



Gruppe im aktiven Eiweiß. Gruppe im passiven Eiweiß.

Darum können konzentriertere, z. B. 1%ige Lösungen von Ammoniak nicht zu einem Versuch über den Unterschied zwischen lebendem und totem Protoplasma dienen.

Dazu muss man hochverdünnte Lösungen anwenden, wie sie bei den oben erwähnten Versuchen zur Anwendung kamen; nur mit solchen erhält man die Granulationen und sonstigen Aggregationserscheinungen (siehe Verf. in Pringsh. Jahrb. 1878) an Spirogyren und anderen Objekten des Pflanzenreiches. Nur solche ergeben vermutlich Aldehydammoniakbildung mit den Aldehydgruppen des aktiven Eiweißes.

Dieses Mal arbeitete ich mit Hefe und suchte durch quantitative Bestimmung der Ammoniakbindung einen chemischen Unterschied zwischen lebendem und totem Protoplasmaprotein festzustellen.

Ich ließ $^1/_{100}$ n-Ammoniak (= 0,017% $NH_3$) auf lebende und tote Hefe einwirken.

20 g Presshefe wurden in 1000 cc $^1/_{100}$ n-Ammoniak lebendig gebracht und 24 Stunden lang darin unter öfterem Umrühren belassen (im bedeckten Glase).

Ferner wurden 20 g Presshefe nach vorausgegangener Abtötung durch 3 Minuten langes Verweilen in 100 cc der kochend heißen $^1/_{100}$ n-Ammoniaklösung ebenfalls in 1000 cc kalter $^1/_{100}$ n-Ammoniaklösung versetzt und 24 Stunden darin belassen (bedeckt).

Die lebende Hefe nahm aus der Lösung (die bei der Titration insgesamt, nicht partiell, verwendet wurde) 0,075 g Ammoniak weg, die getötete (scheinbar) 0,0187 g, also ungefähr ein Viertel der ersteren Menge.

Damit dem Einwand begegnet werde, dass hier vielleicht durch das kurze Erwärmen Substanz von ammoniakbindender Kraft austrete und weggegossen werde, oder dass Ammoniak während des Erwärmens gebunden und damit die ammoniakbindenden Atomgruppen des Hefeplasmas abgesättigt werden, wurden die 100 cc $^1/_{100}$ n-Lösung, die zum Erhitzen und Abtöten der 20 g Presshefe Verwendung finden sollten, aus der 1 l betragenden Gesamtmenge der $^1/_{100}$ n-Versuchslösung selbst genommen und dann die übrigen 900 cc nach dem Erkalten hinzugefügt.

Die Differenz von der soeben angegebenen Größe stellte sich trotzdem heraus.

Ob die 0,018 Ammoniak wirklich durch die getötete Hefe gebunden wurden, ist übrigens doch sehr fraglich, da ja durch das Kochen ein Verlust von Ammoniak entsteht. 100 cc $^1/_{100}$ n-Ammoniak enthalten 0,017 g $NH_3$. Das entspricht nahezu der aus der Lösung nach Ausweis der Titration verschwundenen Ammoniakmenge.

Somit nimmt die getötete Presshefe (20 g) soviel wie kein Ammoniak aus 1 l $^1/_{100}$ n-Ammoniaklösung binnen 24 Stunden weg, während lebende Presshefe (20 g) 0,075 g Ammoniak aus 1 l $^1/_{100}$ n-Ammoniaklösung binnen 24 Stunden bindet.

Man kann also auf diese Weise den Nachweis führen, dass lebendes Plasma auch chemisch verschieden ist von dem toten.

Das aktive (lebende) Protein enthält nach O. Loew Aldehydgruppen, welche beim Absterben durch chemische Umlagerung verschwinden. So ist das Resultat mit $^1/_{100}$ n-Ammoniak verständlich.

Ammoniak reagiert leicht mit Aldehydgruppen. Darum bindet das lebende Protoplasma Ammoniak.

Das getötete Protoplasmaprotein enthält keine Aldehydgruppen mehr in seinen Proteinmolekülen, darum keine Ammoniakbindung.

Dieser Beweis für den chemischen Unterschied zwischen lebendem und totem Zelleneiweiß ist kaum umzustoßen.

Denn durch Austritt von reaktionsfähiger Substanz beim Abtöten der Zellen ist hier keine Täuschung möglich. Die Substanz ist (bei der zweiten oben angegebenen Versuchsanstellung) nach wie vor dem Abtöten da; es kann sich also nur um einen Verlust des Ammoniakbindungsvermögens durch Umlagerung handeln.

Das auf Aldehydgruppen zurückführbare Ammoniakbindungsvermögen durch Hefe ist nicht groß, es beträgt nur etwa $^1/_{10}$ des Ammoniakbindungsvermögens der Hefe aus konzentrierten, ca. 1 %igen Lösungen; in letzterem Falle erfolgt sofort Umlagerung und reagieren somit nicht die Aldehydgruppen, sondern die auch im toten Plasmaprotein noch vorhandenen Säuregruppen, welche bei $^1/_{100}$ n-Ammoniaklösung gar nicht in Aktion treten (wegen der zu großen Verdünnung).

Ein vergleichender Versuch mit n-Ammoniak (= 1,7 % $NH_3$) ergab nämlich, dass 20 g Presshefe von 30 % Trockensubstanz, lebend in 100 cc n-Ammoniaklösung verbracht, binnen 24 Stunden ca. 1 g Ammoniak aus der Lösung wegnehmen, d. h. chemisch binden.

Das Ammoniakbindungsvermögen der Hefe ist somit erstaunlich groß, entsprechend dem hohen Eiweißgehalt derselben.

Das gebundene Ammoniak beträgt ca. 5 % des Lebendgewichtes der Hefe oder 15 % der Trockensubstanz. Der Eiweißgehalt der Hefe beträgt 50—60 % der Trockensubstanz.

Weiterhin wurde noch eine $^1/_{10}$ n-Ammoniaklösung (0,17 %ig) auf Hefe einwirken gelassen.

20 g Presshefe wurden mit 100 cc einer $^1/_{10}$ n-Ammoniaklösung zerrieben bis zum Verschwinden der Brocken und Knöllchen.

Dann wurde der Versuch 48 Stunden stehen gelassen.

Es trat Fäulnisgeruch auf.

Die Titration ergab, dass 0,13 g Ammoniak verschwunden waren.

Nach dem Resultat des obigen Versuches (mit 1,7 %igem Ammoniak) hätte aber viel mehr verschwinden müssen, ja das ganze Ammoniak (0,17 g) hätte gebunden werden können, ohne die Bindekraft der Hefe zu erschöpfen.

Das Defizit wird begreiflich durch den Fäulnisgeruch; denn die Fäulnisbakterien hatten Ammoniak aus dem Hefeneiweiß entwickelt und damit eine Vermehrung des Ammoniakgehaltes in der Flüssigkeit bewirkt.

Die „Ammoniakhefe", wie sie durch Behandeln von Hefe mit ca. 1 %ige Ammoniaklösungen erhalten wird, riecht nicht nach Ammoniak (nach dem Auswaschen der anhängenden überschüssigen Lösung), reagiert nicht alkalisch, das Ammoniak ist gebunden.

Durch Kochen mit fixen Alkalien kann man das gebundene Ammoniak aus der Hefe frei machen.

Die Bindung des Ammoniaks im sehr verdünnten Zustande (0,017 %), sowie auch die aus konzentrierteren Lösungen (1,7 %), wie sie hier an Hefe nachgewiesen wurde, entbehrt nicht des chemischen wie physiologischen Interesses.

Sie ist meines Wissens noch von niemandem beobachtet worden.

Zweifellos könnte dieselbe auch an anderen Organismen quantitativ erwiesen werden, z. B. an Bakterien, die ja auch in annähernden Reinkulturen erhältlich sind, an tierischen und pflanzlichen Mikroorganismen, wenn sie in Kulturen vorliegen. In allen diesen Fällen könnte sowohl die erste als die zweite Art von Bindung erprobt werden.

Bei höheren Pflanzen und Tieren müsste man wohl zu einer Zerteilung der Organismen schreiten. Dabei würden die Zellen absterben und könnte die erste Art von Ammoniakbindung nicht mehr erwiesen werden.

Hingegen müsste die zweite Art der Bindung überall nach Maßgabe des Eiweißgehaltes stattfinden.

Die Hefezelle bindet übrigens eine Menge von anderen Stoffen auch noch, z. B. verschiedene Basen und Säuren, entsprechend dem mannigfaltigen chemischen Charakter des Eiweißmoleküles.

Dasselbe enthält (lebend und tot) eine große Anzahl von Amidogruppen und wirkt hierdurch als Base, bindet Säuren; durch den Gehalt an Säuregruppen bindet es, wie schon erwähnt, Basen.

Säuren werden demnach von der Hefe durch Salzbildung gebunden.

Indem die (konzentriertere) Säure, sei es auch eine schwache, gebunden wird, stirbt das Protoplasma, wenn es lebend war, ab, sobald eine gewisse (letale) Quantität derselben gebunden ist; oder meist schon eher durch die lebensfeindlichen Atomstöße, die von derselben ausgehen.

Ebenso ist es bei Einwirkung von Basen.

Ferner bei den meisten anderen schädlich wirkenden Stoffen.

Im allgemeinen kann man sagen, dass ein Stoff um so giftiger wirkt, je leichter er sich mit dem Protoplasmaeiweiß verbindet.

Das Ammoniak gehört zu den Stoffen, die noch bei großer Verdünnung schädlich wirken.

Es stimmt das überein mit der Beobachtung, dass dasselbe noch bei großer Verdünnung von den Hefezellen gebunden wird (als Aldehydammoniak).

Durch meine fortgesetzten Beobachtungen über die Schädlichkeit des Ammoniaks für Mikroorganismen, speziell auch Hefe, bin ich nur bestärkt worden in der Ansicht, dass der den Pflanzen so

schädliche Tabakrauch vorwiegend durch seinen Ammoniakgehalt schädlich wirkt.

Übrigens wäre es nicht ohne Interesse, die Einwirkung des freien Ammoniaks noch bei recht vielen Pflanzen auszuprobieren.

Da auch Ammoniaksalze bis zu einem gewissen Grade mit dem Protoplasma reagieren können, so vermute ich, dass die manchmal beobachtete weniger günstige Einwirkung von Ammoniaksalz (als Stickstoffdünger) auf Pflanzen hierauf zurückzuführen sei.

## Das biogenetische Grundgesetz im Leben der Insektenstaaten.

Von G. v. Natzmer.

Im folgenden will ich den Versuch machen, das biogenetische Grundgesetz in übertragender Bedeutung auf die Insektenstaaten anzuwenden und so in der Entwickelung eines einzigen derartigen Staatengebildes die ganze Phylogenie wieder zu erkennen. Zwar sind schon einzelne Erscheinungen des sozialen Lebens, wie z. B. die Entwickelung der Termitennester (Holmgren), zum Gegenstand ähnlicher Betrachtungen gemacht worden, doch fehlte es bisher an einer zusammenfassenden, von der Basis des biogenetischen Grundgesetzes ausgehenden Phylogenie der Insektenstaaten. Die Phylogenien, welche einzig und allein an Hand der auf verschiedenen Entwickelungsstufen stehenden Staatengebilde aufgestellt worden sind, bleiben in ihren Einzelheiten stets nur mehr oder minder Hypothese und können im besten Fall nur einen gewissen Wahrscheinlichkeitswert für sich in Anspruch nehmen. Ich habe es deshalb unternommen, für die Entwickelung der Insektenstaaten auch den wissenschaftlichen Beweis — soweit das innerhalb einer kurzen Abhandlung möglich ist — zu erbringen, indem ich, die induktive Methode anwendend, von der Ontogenie des einzelnen Staatengebildes auf die Phylogenie verallgemeinernd schloss.

Wie eine vergleichende Betrachtung lehrt, muss sich das gesellschaftliche Leben bei den Insekten aus dem solitären, das sich bei den primitivsten Bienen und Wespen vorfindet, entwickelt haben. Die Weibchen dieser Arten legen, jedes für sich, einige meist roh gearbeitete Zellen an, die sie mit Nahrung versehen, bestiften und sodann verschließen, worauf sie bald zugrunde gehen. Diese Bienen (*Prosopis*, *Andrena*, *Antophora*, *Xylocopa*, *Osmia*, *Colletes* u. a.) und Wespen (*Crabronidae*, *Eumenes* u. a.) leben völlig einsam und unterhalten keinerlei Beziehungen zu ihren Artgenossen. Das Weibchen sorgt selbst für Nestbau, Brutpflege und Fortpflanzung, während all diese Funktionen bei den sozial lebenden Arten nur noch von ganz bestimmten Individuen ausgeübt werden, was in dem von E. Goeldi

aufgestellten Gesetz der Kompensation zwischen Gonepitropie (Übertragung der Geschlechtsfunktionen) und Ergepitropie (Übertragung der Brutpflege und Nahrungsfürsorge) zum Ausdruck gelangt[1]). Von dieser Entwickelungsstufe hat, wie schon gesagt, nach Ansicht aller Forscher das soziale Leben bei den Insekten seinen Ausgangspunkt genommen. Deshalb ist die Tatsache bemerkenswert, dass die Lebensweise der Hummel- und der sozialen Wespenweibchen im Frühjahr bei der Gründung der Kolonie in allem völlig derjenigen der eben genannten solitären Arten gleicht. Erst wenn dann die Arbeiterinnen erscheinen, bildet sich allmählich jene Arbeitsteilung heraus, die wir in den höher entwickelten Staatengebilden beobachten können. Dieselbe ist aber anfänglich, so lange die Kolonien noch volksschwach sind, durchaus nicht streng durchgeführt, was für eine phylogenetische Betrachtung ebenfalls bemerkenswert ist. Dies gilt vor allem für die Hummeln, die in den einfachsten und in jeder Hinsicht primitivsten Verbänden leben. Bei ihnen sind die Arbeiterinnen nur kleine Weibchen, die sich sonst, im Gegensatz zu den anderen staatenbildenden Insekten, in nichts von den eigentlichen Weibchen unterscheiden. Sie folgen nur, da sie selbst unbegattet geblieben sind, ihren Brutpflegeinstinkten, wenn sie die Nachkommenschaft ihrer Stammutter mit Nahrung versorgen.

Verwerten wir all diese Tatsachen im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes, so ergibt sich damit eine überraschende Bestätigung derjenigen Theorie, welche das Entstehen des sozialen Lebens bei den Insekten daraus herleitet, dass ein ursprünglich solitäres Weibchen unter besonders günstigen Bedingungen das Erscheinen seiner Nachkommenschaft noch erlebte. Dieses Stadium ist nicht hypothetisch, sondern findet sich tatsächlich in der Natur bei manchen *Halictus*-Arten vor.

Besonders interessant ist die Tatsache, dass bei manchen Arten dieser Bienengattung die zweite Generation nur aus Weibchen besteht, denn hiermit nehmen die Dinge eine den Hummelstaat im wesentlichen ganz ähnliche Gestaltung an. Es ist, um mit H. v. Buttel-Reepen zu sprechen, wohl möglich, „dass diese Weibchen, die keiner Befruchtung bedurften, beim Anblick der noch offenen Zellen sofort ihren Fütterinstinkten gehorchten und Nahrung herbeitrugen und so der Mutter zur Hand gingen“[2]).

Während bisher nur die Wahrscheinlichkeit für diese Annahme sprach, wird es durch die Betrachtung eines

1) E. Goeldi. Der Ameisenstaat. Leipzig 1911.

2) H. v. Buttel-Reepen. Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig 1903.

der vorher erwähnten Staatengebilde vom Standpunkt des biogenetischen Grundgesetzes bestätigt, dass der Ursprung des sozialen Lebens bei den Insekten ein ganz ähnlicher gewesen sein muss!

Auf ein phylogenetisch früheres Stadium scheint bei den Hummeln auch die erste Anlage des Nestes durch das Weibchen hinzuweisen. Dieses errichtet nämlich anfangs ein Häufchen aus Blütenpollen und Honig, in welches das erste Ei abgelegt wird. Dies ist der Entwickelungsgrad, den wir bei den primitivsten solitären Bienen antreffen, und der erst von dem Hummelweibchen noch einmal kurz durchmessen werden muss, ehe es mit dem Bau von Zellen beginnt.

Auch die Weibchen der Ameisen, deren Staatenleben meist viel höher entwickelt ist, leben anfangs als solitäre Insekten. Nachdem sie nach dem Hochzeitsflug zu Boden gesunken sind und ihre Flügel verloren haben, legen sie in Erde oder Holz eine einfache, allseitig abgeschlossene Kammer an, die sicherlich insofern auf eine phylogenetisch weit zurückliegende Zeit hindeutet, als das Urameisennest jedenfalls in einer ähnlichen, roh gearbeiteten Höhlung bestanden haben wird. Auch bei jungen Kolonien, die noch wenige Einwohner besitzen, ist die Nestanlage die denkbar einfachste. Die Bauten weisen noch in allem den Typus derjenigen der primitivsten Arten auf und lassen noch nichts von jener kunstvollen Architektonik ahnen, welche sie später auszeichnet. Überhaupt kann man in der Entwickelung eines einzelnen Ameisen- sowie auch Termitenstaates in dieser Hinsicht noch deutlich die verschiedensten Stufen der Phylogenie erkennen. Doch ich kann auf dieses Thema hier nicht weiter eingehen, da es allein Stoff genug zu einer besonderen Abhandlung bietet.

Es lässt sich indessen auch hinsichtlich der Insektenstaaten der Satz aufstellen, dass die Wiederholung vergangener Entwickelungsphasen einerseits desto genauer ist, je mehr sich dieselben dem gegenwärtigen Zustand nähern, während es andererseits desto abgekürzter ist, je weiter sie im phylogenetischen Stammbaum zurückliegen.

Dies findet sich durch alle biologischen Tatsachen bestätigt. So spiegelt die Ontogenie der hoch organisierten Staaten die Phylogenie oft nur noch undeutlich und in mancher Beziehung modifiziert wieder. Dies zeigt sich auch darin, dass das Ameisenweibchen den einmal aufgesuchten Schlupfwinkel nie wieder verlässt, sondern von den in seinem Körper aufgespeicherten Fettmassen zehrt, sowie den größten Teil seiner eigenen Eier als Nahrung für sich selbst als auch für die Brut verwendet. Diese Lebensweise hat sich sicherlich erst später herausgebildet und es dürfte früher jedenfalls üb-

lich gewesen sein, dass auch das Weibchen während seines solitären Daseins auf Nahrungssuche ausging. Hochinteressant würden Beobachtungen sein, wie sich die primitivsten Ameisen, so z. B. die Ponerinen oder *Leptothorax* in dieser Hinsicht verhalten, worüber meines Wissens noch keine Berichte vorliegen. Ähnliche Instinktsänderungen, die sich im Lauf der phylogenetischen Entwickelung vollzogen haben, habe ich bei Ameisenweibchen beobachtet. Die Weibchen vieler in höher entwickelten Staaten lebender Arten kümmern sich nämlich nach meinen Wahrnehmungen schon nicht mehr im geringsten um Wohl und Wehe der Brut, wenn erst ganz wenige Arbeiterinnen erschienen sind, während sich beispielsweise die Weibchen von *Leptothorax* auch dann, wenn ihre Kolonien verhältnismäßig hoch entwickelt sind, wie gewöhnliche Arbeiterinnen an allen Beschäftigungen beteiligen. Diese allmähliche Differenzierung der Instinkte und die mit ihr parallel laufende Arbeitsteilung hängt aufs allerengste mit denjenigen Organisationsveränderungen der Einzelindividuen zusammen, die durch das staatliche Leben direkt bedingt worden sind und die demgemäß in den unentwickeltsten Staaten am wenigsten ausgebildet sind. Dies habe ich bereits an anderer Stelle zum Gegenstand einer besonderen Abhandlung gemacht, auf die ich deshalb verweise [3]).

Ebenso ist selbstverständlich die Art der Koloniegründung bei den dulotischen und parasitischen Ameisen nicht die ursprüngliche, sondern sie ist erst später, verursacht durch besondere Umstände, entstanden. Dies gilt vor allem auch für den Bienenstaat, der bekanntlich nicht durch ein Weibchen allein gegründet wird, sondern der durch Spaltung eines Volkes in zwei Teile mit je einer Königin an der Spitze entsteht. Es bedarf kaum der Erwähnung, dass dieser Modus nicht den ersten Anfängen des Staatenlebens bei den Vorfahren von *Apis mellifica* entsprechen kann. Fast scheint es also, als ob das biogenetische Grundgesetz hier in willkürlicher Weise in der Ontogenie des einzelnen Staates außer Kraft getreten wäre. Doch diese auffällige Abweichung liegt, wie ich gleich zeigen werde, in anderen Lebensgewohnheiten der Vorfahren von *Apis mellifica*, die mit der phylogenetischen Entwickelung an sich nicht im geringsten Zusammenhang stehen, ursächlich begründet. Das Schwärmen dürfte sich nämlich, wie auch H. v. Buttel-Reepen annimmt, aus dem Wanderinstinkt entwickelt haben, der sich bei zahlreichen Bienen der wärmeren Erdteile vorfindet. Bei diesen Arten zieht, sobald der alte Wohnsitz den Bienen aus irgendeinem Grunde nicht mehr behagt, das ganze Volk ab, um sich wo anders anzusiedeln. In den Nestern dieser Bienen, die biologisch als die Vorläufer von *Apis*

3) G. v. Natzmer. Die Entwickelung der sozialen Instinkte bei den staatenbildenden Insekten. In: Die Naturwissenschaften. Jahrg. II, Nr. 33 (1914).

*mellifica* zu betrachten sind, leben nun fast stets mehrere Weibchen friedlich nebeneinander. Aus dem Wanderinstinkt dürfte nun die Gewohnheit entstanden sein, dass bei zu großer Bevölkerungszahl, wenn Nahrung und Raum knapp wurden, nicht das ganze Volk, sondern nur ein Teil desselben mit einem der Weibchen abzog. Dieser Koloniegründungsmodus war sicherlich im Kampf ums Dasein gegenüber der Gründung durch ein einzelnes Weibchen von ungeheurem Vorteil und wird deshalb, einmal entstanden, allmählich vorherrschend geworden sein. Da sich nun in der Natur nur das Nützliche erhält und totes Kapital zugunsten anderer Zwecke aufgezehrt wird, so mussten die Weibchen im Lauf der Zeit all jene Fähigkeiten verlieren, die ihnen ehemals zur Gründung einer Kolonie nötig waren. Da sie hiermit aber auch unfähig wurden, sich selbst und ihre Brut am Leben zu erhalten, so musste die einstige bloße Gewohnheit, die Gründung einer neuen Kolonie durch Spaltung vor sich gehen zu lassen, zur Notwendigkeit werden. Die Sachlage ist also die, dass die Staaten von *Apis mellifica* heutigen Tages in Wahrheit überhaupt nicht mehr im eigentlichen Sinne des Wortes neu gegründet werden, sondern dass sie ihr Dasein bereits auf einer hohen Entwickelungsstufe beginnen. Aus diesem Grunde ist es auch nicht möglich, dass diese Staaten eine eigentliche ontogenetische Entwickelung durchmachen. Betrachten wir die Insektenstaaten als einheitliche Organismen höherer Ordnung, so drängt sich bei der verschiedenen Art der Koloniegründung unwillkürlich der Vergleich mit der geschlechtlichen und der ungeschlechtlichen Vermehrung der Schwämme und der Korallpolypen auf. Während bei der ersteren die Flimmerlarven ein phylogenetisch vergangenes Stadium verkörpern, befinden sich die Individuen bei der letzteren, die durch Knospung vor sich geht, bereits von Anfang an in einem relativ fertigen Zustand. Die Verhältnisse liegen also ganz ähnlich wie bei der Gründung eines Insektenstaates durch ein einzelnes Weibchen einerseits und bei der Spaltung einer Kolonie andererseits.

Nicht unerwähnt will ich lassen, dass das Schwärmen bei *Apis mellifica* durchaus nicht gänzlich vereinzelt dasteht und nicht völlig unvermittelt auftritt, sondern dass sich im Gegenteil eine allmähliche Entwickelung dieser Lebensgewohnheit erkennen lässt, die biologisch von den Meliponinen und Trigonen über manche indische *Apis*-Arten bis zu unserer Honigbiene fortschreitet[4]). Bemerkenswert ist die Tatsache, dass sich das Schwärmen völlig selbständig auch bei manchen brasilianischen Wespen und Hummeln entwickelt

4) Interessant wären Untersuchungen darüber, inwieweit sich parallel mit der Entwickelung des Schwärmens jene Fähigkeiten zurückbilden, die es dem Weibchen ermöglichen, selbständig Kolonien zu gründen.

hat. Die Teilung einer Kolonie in mehrere Zweignester, die bei manchen Ameisenarten, besonders bei *Formica rufa*, vorkommt, ist auch ein ganz ähnlicher Vorgang. Das Weibchen der eben genannten Ameise scheint übrigens nach E. Wasmann auf dem besten Wege zu sein, die Fähigkeit, selbständig Kolonien zu gründen, ebenfalls einzubüßen.

Ist innerhalb des Staates von *Apis mellifica* die phylogenetische Entwickelung nicht mehr deutlich erkennbar, so bietet die Ontogenie des Termitenstaates für die Phylogenie desselben wertvolle Aufschlüsse. Nach übereinstimmenden Berichten verschiedener Forscher beginnt bei den Termiten nicht das Weibchen allein mit der Nestgründung, während das Männchen wie bei den anderen staatenbildenden Insekten nach der Begattung zugrunde geht, sondern beide Geschlechter gehen hierbei gemeinschaftlich ans Werk. So legen nach G. Jakobsen bei *Hodotermes turkestanicus* Männchen und Weibchen zusammen den ersten Schlupfwinkel an, während nach Beobachtungen von C. Tollin an anderen Arten das Männchen sogar allein mit dem Nestbau beginnt. Fest steht auch die Tatsache, dass dem Termitenmännchen anfangs ein Hauptanteil an der Brutpflege zufällt! Nun hat aber auch bei den Termiten die männlich Kaste einen weiteren Ausbau erfahren, der mit dem sozialen Leben im engsten Zusammenhange steht. So setzen sich die Arbeiter und Soldaten sowohl aus Angehörigen des männlichen als auch des weiblichen Formenkreises zusammen. In dieser Hinsicht unterscheidet sich denn auch der Termitenstaat grundlegend von allen anderen Staatengebilden im Insektenreich, denen er sonst in seiner Organisation so überraschend ähnlich ist[5]). Dies veranlasste mich bereits früher, in einer anderen Arbeit den Satz aufzustellen, dass schon in den ersten Urstadien des gesellschaftlichen Lebens bei den Termiten die Männchen im Gegensatz zu den anderen staatenbildenden Insekten an der Brutpflege u. s. w. Anteil genommen haben müssen. Da nun die Entwickelung jedes Staates die ganze Phylogenie noch einmal kurz durchläuft, so erfährt diese bisher allein durch theoretische Erwägungen gestützte Annahme durch die oben mitgeteilten Einzelheiten aus der Koloniegründung bei den Termiten eine schlagende Bestätigung.

So trägt auch beim Studium der Lebenserscheinungen der Insektenstaaten die Heranziehung des biogenetischen Grundgesetzes zur Lösung manches entwickelungsgeschichtlichen Problems bei oder bringt sie wenigstens derselben näher.

5) In einer Arbeit, die demnächst in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie“ erscheinen wird, habe ich es unternommen, Konvergenzen in der Lebensweise, die zwischen Termiten und Ameisen bestehen, auf natürliche Weise zu erklären.

Wenn auch mittels der hier angewandten Betrachtungsweise nichts über die Ursachen der Entwickelung selbst ausgesagt werden kann, so ist sie doch deshalb für die Forschung von bedeutendem Wert, weil sie gestattet, auch die kompliziertesten Erscheinungen des sozialen Lebens bei den Insekten auf eine phyletisch einfache Wurzel zurückzuführen[6]).

---

## Sul Reotropismo nelle Larve dei Batraci (Bufo e Rana).

**Per Osv. Polimanti.**

(Dall' Istituto di Fisiologia dell' Università di Perugia.)

Da molti anni, percorrendo nella primavera la campagna romana, osservando stagni e canali di scolo, di maggiore o minore portata di acqua, la mia attenzione fu richiamata da un fenomeno caratteristico che presentavano larve di *Bufo* e *Rana*. Negli stagni, ossia ad acqua completamente ferma, queste larve erano situate nelle più svariate direzioni e cambiavano di posto con molta frequenza. Mentre invece nei canali, dove l' acqua scorre sempre in una determinata direzione, queste larve giacciono immobili, quasi costantemente sul fondo del canale colla superficie ventrale, sempre tenendo l' estremo cefalico verso la direzione della corrente. Un fatto caratteristico, che ho notato anche, si è che si ritrovano quasi costantemente nel filo d' acqua, dove la corrente è minore (ai lati del canale e non nel centro) e specialmente poi dove è minore la profondità di questa. Osservate queste larve nelle diverse ore della giornata, si riscontra che vari sono i movimenti che compiono e sempre di breve durata e sempre vengono eseguiti contro corrente. Talvolta, quando questa è molto forte, vengono travolte le giovani larve, però vanno quasi subito a posarsi in una zona morta della corrente acquea, dove si mettono sempre in direzione cefalica contro la corrente. Nei canali, dove la corrente è molto forte, e quindi le larve non possono adagiarsi sul fondo, non si trovano mai o almeno molto raramente. Forse quelle rare larve che vi si ritrovano risalgono qui dai canali, dove la corrente è molto minore. Un fatto costante da me osservato è difatti questo, che cioè è maggiore il numero delle larve di *Bufo* e *Rana* nei canali, ove la

6) Die eigentlichen Ursachen der Entwickelung der Insektenstaaten, die sich völlig unabhängig voneinander überall im Prinzip ganz gleicher Weise vollzogen hat, habe ich in einer ausführlichen Abhandlung zu erfassen versucht. Siehe: G. v. Natzmer, Die Insektenstaaten. Grundriss zu einer natürlichen Erklärung ihrer Entwickelung und ihres Wesens. In: Entomolog. Zeitschr. Frankfurt a. M., Jahrg. XXVII, Nr. 34 u. s. w. (1913). Diese Arbeit kann jedoch nur als ein allererster Grundriss gelten. Gegenwärtig bin ich mit einer umfassenden Zusammenstellung und gründlichen Ausarbeitung meiner Anschauungen beschäftigt.

corrente dell' acqua è minore, rispetto a quelli, dove questa è molto più forte. Volendo darsi una spiegazione di questo fenomeno, si pensa subito che è una manifestazione di „Reotropismo".

Osservazioni analoghe ed una spiegazione simile avevano avanzato appunto per le larve di Batraci, in queste determinate condizioni, Camerano[1]) e Dewitz[2]), però sia l' uno che l' altro autore non erano penetrati nell' intimo del fenomeno per poterne dare una spiegazione plausibile. Camerano aveva inoltre notato che larve di *Rana muta*, nei corsi d' acqua delle Alpi italiane, hanno un' appendice caudale molto più lunga di quelle di pianura, appunto perchè le prime debbono sopportare, per risalire la corrente, una maggiore resistenza, data dalla maggiore velocità dell' acqua e quindi debbono essere dotate di un organo caudale locomotore molto più valido.

Come bene sappiamo, il fenomeno del reotropismo é molto comune in natura, sia nel regno vegetale che in quello animale[3]). Però, questa forma di reotropismo, che si osserva in queste larve di Batraci, é tutta speciale ed ha le sue caratteristiche particolari. Abbiamo visto innanzi tutto, come queste larve di *Bufo* e di *Rana* rimangono coll' estremo cefalico nella direzione opposta alla corrente, ma si ritrovano solamente nei corsi d' acqua non molto rapidi e poi rimangono quasi costantemente poggiate sul fondo colla superficie ventrale, dove rimangono immobili quasi tutta la giornata. Dunque é questa una forma di reotropismo, differente ad esempio da quella che si osserva nei pesci[4]), che risalgono delle correnti anche molto forti, sempre stando in quasi continuo movimento. Anche mettendo queste larve in un bicchiere pieno di acqua e poi agitando in un determinato senso, si dispongono con l' estremo cefalico contro corrente, solo quando questa non é molto forte, altrimenti si lasciano trasportare passivamente. Dunque, perché si abbiano fenomeni di reotropismo in larve di *Bufo* e di *Rana*, occorre che la corrente acquea, dove queste si trovano, sia di modica velocità.

Il rimanere poi di queste larve, quasi costantemente adagiate sul fondo, ci porta a ritenere che, affinchè questa forma di reotropismo abbia luogo, occorre il contatto con una superficie solida.

---

1) L. Camerano. Bollettino del Museo di Zoologia e Anatomia Comparata Torino 1893, vol. VIII. Atti della R. Academia di Torino classe ricerche fisiche 1890—91, vol. XXVI.

2) J. Dewitz. Über den Rheotropismus bei Tieren. Arch. f. Anat. u. Physiol. (physiologische Abteilung). Suppl.-Band 1889, p. 231—244.

3) J. Loeb. Die Tropismen in Handb. d. vergl. Physiologie von H. Winterstein. Jena, Fischer, 1912. Bd. IV, p. 451—519.

4) Lyon, E. P. On Rheotropism. I. Amer. Journ. Physiol., vol. 12, 1904, p. 149. — Ders. Rheotropism in fishes. Biol. Bull., vol. 8, 1905, p. 253. — Ders. On Rheotropism. II. Amer. Journ. Physiol., vol. 24, 1907, p. 244.

Un riscontro di questo reotropismo è stato visto da Parker[5]) in *Amphioxus*, da Lyon in pesci accecati e da Jennings[6]) in *Paramaecium*. Si tratta in fondo di una forma di „Reotropismo negativo."

Rimane ora di rendersi conto del „significato biologico di tale forma di reotropismo" in queste larve di batraci. Uno sguardo alle osservazioni di fisiologia comparata, compiute sopra questo argomento, ci convince subito che in questo modo l'alimentazione delle larve viene ad essere di molto facilitata. I detriti vegetali ed animali, larve di insetti, ecc., trasportati dalla corrente acquea, penetrano nell'orificio boccale di queste larve. Ognuno quindi vede in questa speciale posizione reotropica un fattore della più alta importanza, anzi il principale per la ricerca del nutrimento. Questa mia idea trova una conferma in osservazioni compiute in altri ordini di animali, sia viventi, come anche fossili. Lo Bianco[7]) ha osservato, ed anch'io ho potuto constatare, che moltissimi polipi idroidi del golfo di Napoli, ad esempio *Corydendrium*, *Eudendrium*, *Gemmaria*, *Tubularia*, ecc. stanno coi loro sifoni rivolti sempre contro le onde marine, apportatrici appunto del nutrimento. Il caratteristico poi si é che perdono gli idranti e cadono in stato di vita latente nella stagione invernale, quando le onde marine sono molto violente e quindi non potrebbero ricavare anche nutrimento alcuno da queste, perché gli organismi microscopici che a ciò dovrebbero servire, data la violenza della corrente marina, non potrebbero soffermarsi sulle bocche di questi individui, le quali di conseguenza debbono rimanere costantemente chiuse.

Non meno interessanti sono le osservazioni che sono state fatte a questo proposito sopra gli animali fossili.

Weissermehl[8]) ha visto che i coralli fossili sono rivolti tutti coi loro tentacoli verso quel punto, da dove viene il nutrimento; da qui anche lo speciale incurvamento che spesso presentano. Nel caso la corrente marina fosse venuta da più parti, allora il tronco del corallo rimaneva più o meno verticale. Questa ipotesi era stata già avanzata da Jäkel[9]) per i crinoidi fossili, come anche, molto prima di questi autori, Semper[10]) riteneva che lo sviluppo e

5) Parker, G. H. The sensory reactions of Amphioxus. Proc. American Academy of arts and sciences, vol. 43, 1903, p. 415—455.

6) Jennings, H. S. Contributions to the study of the behavior of lower organism. Carnegie Institution of Washington. Publ. Nr. 16, 1904, 256 pp., 81 figs. — Ders. Behavior of the lower organisms. New York 1906.

7) S. Lo Bianco. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli Mitteilung a. d. Zoolog. Station zu Neapel, 19. Bd., 1909, p. 513—763.

8) W. Weissermehl. Zeitschr. d. deutsch. geolog. Gesellsch., 1897, Bd. 49, S. 865.

9) Jäkel. Zeitschr. d. deutsch. geolog. Gesellsch., 1891, Bd. 43, S. 595.

10) Semper. Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. 1880, Bd. II, S. 65.

l' aumento dei banchi di corallo fosse sotto la diretta influenza dell' azione delle onde marine; da qui la formazione delle roccie e delle isole, una teoria questa, contraria a quella emessa da Darwin. Una tale ipotesi, cioé che il reotropismo negativo di larve di *Rana* e di *Bufo* sia in diretta dipendenza dell' alimentazione di queste, trova anche una completa conforma nel successivo sviluppo di queste. Appena difatti cominciano a comparire gli arti posteriori, ma specialmente poi, quando i quattro arti sono completamente sviluppati, ossia quando i movimenti di traslazione vengono ad essere molto più facilitati, di quando esiste solamente una coda, il reotropismo va man mano scomparendo. Dunque, rendendosi sempre più completi e perfetti i movimenti di locomozione, anche la ricerca del nutrimento risulta molto più facilitata ed il fenomeno del Reotropismo diviene biologicamente inutile.

## Zum Farbensinn der Bienen.

### Beobachtungen in der freien Natur.

Von **Hermann Kranichfeld**, Konsistorialpräsident a. D.

Das Problem des Farbensinns der Bienen kann noch nicht als gelöst angesehen werden. Während die Versuche von Lubbock, Forel, H. Müller, von Buttel-Reepen, von Dobkiewicz, Frisch u. a. für die Farbentüchtigkeit der Bienen zu sprechen scheinen, haben Plateau, Bethe und Heß gleichfalls auf Grund von Experimenten das Gegenteil behauptet, und es ist noch nicht gelungen, die Widersprüche auszugleichen. In einem Punkte ist man sich allerdings näher gekommen. Die neuesten Untersuchungen, welche von Heß und Frisch ausgeführt wurden, haben übereinstimmend festgestellt, dass die Bienen das Rot nicht sehen können und infolgedessen Rot mit Schwarz, Purpurrot mit Blau und Violett, Orange mit Gelb verwechseln. Während sich aber nach Heß die Bienen auch gegenüber den anderen Farben wie total farbenblinde Menschen verhalten und nur Helligkeitswerte unterscheiden können, sollen sie nach Frisch noch Gelb und Blau wahrnehmen und Farbenwerte in dem gleichen Umfang wie Rotblinde erkennen.

Bei biologischen Experimenten lässt sich die betreffende Teilerscheinung niemals vollständig isolieren und es bekommt daher der Forscher auch die einzelnen Faktoren nicht so sicher wie beim physikalischen und chemischen Experiment in die Hand. Daraus erklärt sich in unserem Falle zum Teil die Unsicherheit der Resultate. Da diese Unzulänglichkeit der experimentellen biologischen Untersuchung konstitutionell ist und sich nicht beseitigen lässt, empfiehlt es sich, letztere durch die Beobachtung im Freien zu ergänzen. Bei ihr verzichtet man von vornherein auf Isolierung der Teil-

erscheinung. Indem man aber die Verhältnisse in der Komplikation, wie sie die Wirklichkeit bietet, beobachtet[1]), kann man die Bedeutung, welche das einzelne Isolationselement für das ganze zusammengesetzte Erscheinungsgebiet besitzt, erkennen und daraus Rückschlüsse auf die Beschaffenheit des Isolationselementes selbst ableiten.

Die Beobachtung der Bienen im Freien ist allerdings mit gewissen Schwierigkeiten verbunden. Bei meinen Schweizerreisen hatte ich bemerkt, dass die Bienen mit besonderer Vorliebe die in den Voralpen häufige, hinsichtlich der Farbe unscheinbare Kohldistel (*Cirsium oleraceum*) aufsuchen. Ich hatte mir vorgenommen, diese auffallende Erscheinung zu verfolgen, fand aber in den nächsten Jahren keine Gelegenheit dazu, da an den Orten, welche ich besuchte, entweder der Reichtum der Flora bezw. der Bienenstände zu gering oder die Beobachtung durch äußere Umstände zu sehr erschwert war. Außerordentlich günstig lagen dagegen die Verhältnisse im Kanton Appenzell, wo ich mich im Sommer 1912 aufhielt. Auf den Wiesen und Almen zwischen Weißbad und Steinegg fand ich nicht nur eine große Mannigfaltigkeit blühender Pflanzen, die fast immer von Bienen besucht waren, man konnte hier auch, da alle Wiesen von Fußwegen gekreuzt werden, leicht Beobachtungen anstellen. Besonders günstig war der Umstand, dass auf den 2–3 m breiten Rainen zwischen den Grundstücken und an den Wegen das Gras vielfach noch längere Zeit stehen blieb, nachdem die Wiesen bereits gemäht waren. Die Bienen waren in diesem Falle mit ihrem Flug auf die Raine beschränkt und konnten oft während der ganzen Dauer desselben bequem verfolgt werden.

Ich habe meine Beobachtungen in der Zeit zwischen dem 22. und 31. Juli während der Morgenstunden 10–12 Uhr gemacht und dabei mein Augenmerk vor allem auf zwei Punkte gerichtet: Ob 1. bei der Wahl der zuerst beflogenen Blüten sich eine Vorliebe für eine bestimmte Farbe geltend macht und 2. ob bei der sogen. Konstanz, d. h. der während eines Ausfluges beobachteten Beständigkeit hinsichtlich der einmal gewählten Blüte die Farbe derselben als Erkennungszeichen dient.

Das Resultat war in betreff des ersten Punktes eindeutig ein negatives. Wenn sich auch bei den Bienen bei der experimentellen Untersuchung eine Vorliebe für eine bestimmte Farbe oder für sanftere Farben (blau, violett) überhaupt herausstellen sollte (H. Müller), so trat sie doch jedenfalls bei der Wahl der Blüten nicht hervor.

1) Die Beobachtung im botanischen Garten (Plateau) entspricht dem nicht, da hier nicht die bunte, wechselnde Mannigfaltigkeit wie im Freien herrscht.

## Beobachtungen.

Am 22. Juli 1912. Heller Sonnenschein.

1. Rain mit Blüten von *Cirsium oleraceum* (gelblichweiß), *Lathyrus pratensis* (gelb), *Trifolium pratense* (rot), *Trifolium repens* (weiß), *Crepis* (gelb), *Heracleum sphondylium* (weiß), *Campanula rotundifolia* (blau), *Tragopogon pratensis* (gelb), *Chrysanthemum Leucanthemum* (weiß), *Vicia cracca* (violett), *Rhinanthus major* (gelb).

9 Bienen auf *Cirsium oleraceum*; auf einem Köpfchen gleichzeitig 3. Die Bienen bleiben, soweit man das Feld übersehen kann, während der Beobachtungszeit dem *Cirsium oleraceum* treu, doch lässt sich 1 Biene auf einen Moment auf *Lathyrus pratensis* nieder; 1 Biene fliegt suchend von Blüte zu Blüte (*Lathyrus pratensis*, *Trifolium repens*, *Chrysanthemum Leucanthemum* u. s. w.). Am Schlusse der Beobachtungszeit sind noch 8 Bienen auf dem Rain.

2. Rain mit ähnlichem Blütenstand wie 1.

3 Bienen auf *Cirsium oleraceum*, die während der Beobachtungszeit dem *Cirs. olerac.* treu bleiben; die anderen Blüten von Bienen nicht besetzt.

Am 24. Juli 1912. Heller Sonnenschein.

3. Rain mit Blütenstand ähnlich wie 1.; doch ohne *Cirsium oleraceum*, dagegen mit *Centaurea phrygia* (rot).

Von Bienen nicht besucht[2]).

4. Rain mit ähnlichem Blütenstand wie 1.; doch ohne *Cirsium oleraceum*.

Von Bienen nicht besucht[3]).

5. Rain mit ähnlichem Blütenstand wie 1.; mit einzelnen Stauden von *Cirsium oleraceum*.

Von Bienen nicht besucht[4]).

6. Rain mit ähnlichem Blütenstand wie 1.; doch ohne *Cirsium oleraceum*, dagegen mit zahlreichen Exemplaren von *Centaurea phrygia* (rot).

4 Bienen auf *Centaurea phrygia*, die anderen Blüten von Bienen nicht besetzt[5]). Eine Biene auf *Cent. phrygia* 17 Minuten lang verfolgt. Sie zeigte vollkommene Konstanz. Auch am Schlusse der Beobachtungszeit nur *Cent. phrygia* von Bienen besucht.

7. Wiese mit ähnlichem Blütenstand wie 1., außerdem *Cent. phrygia* (rot) und *Cirsium palustre* (rot).

2 Bienen auf *Cirsium oleraceum*; die anderen Blüten von Bienen nicht besetzt[6]). Die Bienen auf *C. oleraceum* konstant.

2) 2 Hummeln auf *Centaurea phrygia* und *Trifolium pratense*.
3) 1 Hummel auf *Rhinanthus major*.
4) 1 Hummel auf *Rhinanthus major*, 1 Hummel auf *Cirsium oleraceum*.
5) 1 Hummel auf *Centaurea phrygia*.
6) 1 Hummel auf *Cirsium oleraceum*.

8. Rain mit ähnlichem Blütenstand wie 1., doch ohne *Cirsium oleraceum*[7]).

1 Biene auf *Trifolium repens* (weiß); nur kurze Zeit verfolgt; konstant.

9. Rain mit ähnlichem Blütenstand wie 1.; außerdem *Cirsium palustre* (rot) und *Knautia* (blau).

1 Biene auf *Cirsium oleraceum*; die anderen Blüten von Bienen nicht besetzt. Vollkommene Konstanz.

10. Gemähte Wiese mit zahlreichen weißen Blütendolden und *Trifolium repens* (weiß).

1 Biene auf *Trifolium repens*. Konnte nicht verfolgt werden.

11. Rain mit *Centaurea phrygia* (rot), *Chrysanthemum Leucanthemum* (weiß), *Ranunculus* (gelb), *Crepis* (gelb), wenig *Trifolium pratense* (rot), *Plantago media* (weiß-rötlich).

2 Bienen auf *Centaurea phrygia*; 1 Biene auf *Plantago media*. 1 Biene fliegt bisweilen, scheinbar von der Farbe getäuscht, von *Centaurea phrygia* auf *Trifolium pratense* zu, ohne sich auf dasselbe niederzulassen.

25. Juli 1912. Heller Sonnenschein.

12. Rain mit Blüten von *Cirsium oleraceum* (gelblichweiß), *Campanula rotundifolia* (blau), *Rhinanthus major* (gelb), *Hypericum perforatum* (gelb), *Spiraea ulmaria* (weiß), *Lotus corniculatus* (gelb), *Lathyrus pratensis* (gelb), *Prunella major* (blau), *Cirsium palustre* (rot), *Vicia cracca* (violett), *Heracleum sphondylium* (weiß).

2 Bienen auf *Cirsium oleraceum*, die anderen Blüten von Bienen nicht besetzt. Vollkommene Konstanz.

13. Wiese mit *Cirsium oleraceum* (gelblichweiß). *Trifolium pratense* (rot), *Cirsium palustre* (rot), *Gymnadenia conopsea* (purpurrot), *Dianthus superbus* (rosarot), *Centaurea phrygia* (rot).

4 Bienen auf *Cirsium oleraceum*; die anderen Blüten von Bienen nicht besetzt[8]). Vollkommene Konstanz, soweit Beobachtung möglich war. Natürlich konnten bei der größeren Anzahl von Bienen nur einzelne verfolgt werden.

14. Wiese mit ähnlichem Blütenstand wie 13.

Zahlreiche Bienen auf *Cirsium oleraceum*; einige auf *Centaurea phrygia*. Soweit Beobachtung möglich war, konstant.

15. Wiese am Appenzeller Wasserreservoir. *Cirsium oleraceum* (gelblichweiß), *Centaurea phrygia* (rot), *Knautia* (blau), *Trifolium incarnatum* (purpur), *Lathyrus pratensis* (gelb), *Vicia cracca* (violett), *Gymnadenia conopsea* (purpurrot), *Orchis maculata* (violett-weiß).

7) und ohne *Centaurea phrygia*.

8) 2 Hummeln auf *Cirsium oleraceum*, 1 Hummel auf *Centaurea phrygia*. Letztere fliegt in $^1/_4$ Stunde etwa 300 Blüten an, lässt sich dabei nur dreimal auf *Cirsium palustre* nieder. An *Cirsium oleraceum* fliegt sie stets vorbei.

Die Stauden von *Cirsium oleraceum* stehen in 3 etwa 5 m voneinander entfernten Gruppen.

Die Köpfchen von *Cirsium oleraceum* sind von zahlreichen Bienen besetzt. Auf *Centaurea phrygia* nur 1 Biene[9]). Soweit Beobachtung möglich war, konstant.

Am 26. Juli 1912. Heller Sonnenschein.

16. Rain an einer Fichtenhecke. Nach der Hecke zu stehen: *Cirsium oleraceum* (gelblichweiß), *Heracleum sphondylium* (weiß), *Galium mollugo* (weiß), *Spiraea ulmaria* (weiß) (alle Stauden ungefähr gleichhoch); auf dem Rain selbst: *Trifolium pratense* (rot), *Trifolium repens* (weiß), *Prunella grandiflora* (blau), *Lotus corniculatus* (gelb), *Vicia cracca* (violett), *Rhinanthus major* (gelb), *Crepis* (gelb), *Hypericum perforatum* (gelb), *Centaurea phrygia* (rot).

5 Bienen auf *Cirsium oleraceum*, 3—4 Bienen auf *Heracleum sphondylium*, 1 Biene auf *Centaurea phrygia*. Eine Biene auf *Heracl. sph.* $^1/_2$ Stunde lang verfolgt. Sie wechselt den Blütenstand etwa 30mal, fliegt stets an *Cirsium oleraceum*, *Centaurea phrygia* vorbei und bleibt dem *Heracl. sph.* treu. 1 Biene fliegt von *Centaurea* zu *Prunella*, *Trifolium pratense*, *Trifolium repens* etc.

Am 31. Juli 1912. Heller Sonnenschein.

17. Wiese mit *Centaurea phrygia* (rot), *Hypericum perforatum* (gelb), *Tragopogon pratensis* (gelb), *Rhinanthus major* (gelb); *Lathyrus pratensis* (gelb), *Lotus corniculatus* (gelb), *Euphrasia officinalis* (weiß), *Scabiosa columbaria* (blau). Kein *Cirsium oleraceum*.

2 Bienen auf *Centaurea phrygia*, 1 Biene auf *Hypericum perforatum*[10]). Letztere besucht in 3 Minuten etwa 40 Blüten, fliegt dabei nur einmal *Tragopogon pratensis* an.

18. Sumpfwiese mit *Cirsium oleraceum* (weiß-gelblich), *Cirsium palustre* (rot), *Centaurea phrygia* (rot), *Lotus corniculatus* (gelb), *Trifolium pratense* (rot), *Gymnadenia conopsea* (purpur), *Euphrasia officinalis* (weiß), *Lathyrus pratensis* (gelb), *Parnassia palustris* (weiß).

Zahlreiche Bienen auf *Cirsium oleraceum*, 1 Biene auf *Cirsium palustre* bezw. *Centaurea phrygia*.

Mit Anfang August setzte Regenwetter ein, das meinen Beobachtungen ein Ende machte[11]).

## Resultate.

Von den 18 beobachteten Feldern wurden 15 von Bienen besucht. 10 von diesen 15 Feldern enthielten Stauden von *Cirsium*

9) 1 Hummel auf *Trifolium incarnatum*; 10 Minuten lang beobachtet. Sie wechselt in dieser Zeit 39mal den Blütenstand, fliegt dreimal *Gymnadenia conopsea* an, ohne sich jedoch auf der Blüte niederzulassen, einmal *Trifolium pratense*.

10) 1 Hummel auf *Centaurea phrygia*, 1 Hummel auf *Scabiosa*.

11) Nach der Regenperiode wurde *Cirsium oleraceum* im allgemeinen nicht mehr von Bienen und Hummeln beflogen.

*oleraceum*. In diesen 10 Feldern saßen die Bienen entweder ausschließlich (in 5 Fällen) oder doch in ihrer Mehrzahl auf den Köpfen von *Cirsium oleraceum*. In 1 Fall wurde außer *Cirsium oleraceum* noch *Lathyrus pratensis*, in 2 Fällen *Centaurea phrygia*, in 1 Fall *Centaurea phrygia* und *Heracleum sphondylium*, in 1 Fall *Cirsium palustre* beflogen.

In den Feldern, auf welchen es keine Stauden von *Cirsium oleraceum* gab, waren in

1 Felde Blüten von *Centaurea phrygia*;
1 „ „ „ *Centaurea phrygia* und *Plantago media*;
1 „ „ „ *Centaurea phrygia* und *Hypericum perforatum*;
2 Feldern „ „ *Trifolium repens* besetzt.

Alle anderen Blüten wurden von Bienen nicht besucht.

Die besuchten Blüten waren zum bei weitem größten Teile von unscheinbarer Farbe:

*Cirsium oleraceum*, *Trifolium repens*, *Heracleum sphondylium*, *Plantago media*:

weiß in verschiedenen Abstufungen,

*Centaurea phrygia* und *Cirsium palustre*:

rot,

*Hypericum perforatum*, *Lathyrus pratensis*:

gelb.

Auch bei der relativ noch am meisten besuchten *Centaurea phrygia* war es offenbar nicht die Farbe, was anlockte. Bei der Wahl der Blüten scheint daher die Farbe nicht bestimmend zu sein.

Ein anderes Resultat ergibt sich hinsichtlich der Frage, ob den Bienen bei der Konstanz die Farbe als Erkennungszeichen dient.

Was zunächst die Konstanz selbst betrifft, so haben meine Beobachtungen nur bestätigt, dass sie bei den Bienen einen relativ hohen Grad erreicht und stärker als bei den Hummeln ausgebildet ist. Dass beide fast durchweg dem einmal beflogenen *Cirsium oleraceum* treu bleiben, kann man allerdings kaum als Beweis für dieselbe ansehen, da die Blütenköpfe dieser Pflanze ihnen eine besondere Lieblingskost zu bieten scheinen. Die Biene bleibt aber auch dann bei der einmal erwählten Blüte, wenn diese nicht zu den bevorzugten gehört. So konnte ich auf dem Rain Nr. 16 eine Biene auf *Heracleum sphondylium* $^1/_2$ Stunde lang verfolgen. Sie wechselte während dieser Zeit 30mal den Blütenstand und flog dabei oft dicht an den mit anderen Bienen besetzten Stauden von *Cirsium oleraceum*, sowie an *Centaurea phrygia* u. s. w. vorbei, ohne sich im geringsten beirren zu lassen. Die Konstanz der Hummeln ist wohl schwächer als die der Bienen, aber doch immer noch recht groß (gegen Plateau). Während $^1/_4$ Stunde sah ich im Feld Nr. 13 eine Hummel etwa 300mal die *Centaurea phrygia* befliegen. Sie setzte sich in dieser Zeit zweimal auf *Cirsium palustre*, aber nie-

mals auf das von Hummeln sonst ebenfalls bevorzugte *Cirsium oleraceum*.

Welche Erkennungszeichen die Bienen und Hummeln beim Aufsuchen der gleichen Blüten leiten, würde man schwer feststellen können, wenn die Konstanz eine absolute wäre. Das ist sie aber nicht; auch nicht bei den Bienen. Wir haben bei ihnen sogar zwei verschiedene Fälle der Inkonstanz zu unterscheiden. Im ersten seltenen Fall scheint die Konstanz überhaupt zu fehlen. So flog in Feld Nr. 1 eine Biene suchend von Blüte zu Blüte (*Lathyrus pratensis*, *Trifolium repens*, *Crysanthemum Leucanthemum* etc.); in Feld Nr. 16 flog eine Biene von *Centaurea phrygia* zu *Prunella grandiflora*, *Trifolium pratensis*, *Trifolium repens* etc. Da alle Blüten in großer Anzahl vertreten waren und die anderen Bienen auf der *Centaurea phrygia* sich konstant zeigten, ist hier die Annahme Plateau's, dass die Bienen in solchem Falle die Tracht mit der gleichen Blüte nicht vervollständigen könnten, nicht zulässig. Ich möchte vielmehr die Vermutung aussprechen, dass es sich um junge Bienen handelte, bei denen die Konstanz noch mangelhaft ausgebildet war. Für unsere Betrachtung ist nur der zweite Fall von Inkonstanz von Bedeutung, bei welchem die Bienen und Hummeln die Blütenart wechseln, weil ihre Kennzeichen sie täuschen. Ich führe bei den wenigen hier in Betracht kommenden Beobachtungen auch die Hummeln mit an, da die Anzahl der Fälle sonst zu klein wäre, um Schlüsse aus ihnen ziehen zu können. In Feld Nr. 11 (1) blieben die Bienen der *Centaurea phrygia* (rot) treu, flogen jedoch bisweilen auf *Trifolium pratense* zu (rot), ohne sich auf ihm niederzulassen. In Feld Nr. 13 (2) flog, wie schon erwähnt, eine Hummel, die einige hundertmal der *Centaurea phrygia* (rot) treu geblieben war, zweimal auf *Cirsium palustre*; in Feld Nr. 15 (3) besuchte eine Hummel in 10 Minuten 39mal *Trifolium incarnatum* (purpur), einmal *Trifolium pratense* (rot), dreimal näherte sie sich der *Gymnadenia conopsea* (purpurrot), ohne sich jedoch auf der Blüte niederzulassen; in Feld Nr. 17 (4) wechselte eine Biene in 3 Minuten 39mal den Blütenstand (*Hypericum perforatum* (gelb)), und flog dabei einmal *Tragopogon pratensis* (gelb) an; eine Hummel, welche ich 10 Minuten beobachtete, besuchte dort (5) in den Flügen 1—30 die *Centaurea phrygia* (rot), in den Flügen 31—41 nacheinander *Lathyrus pratensis* (gelb), *Lotus corniculatus* (gelb) und *Trifolium pratense* (rot); in den Flügen 42—53 wieder *Centaurea phrygia* (rot), in den Flügen 54—59 abwechselnd *Centaurea phrygia* (rot) und *Trifolium pratense* (rot). Im Feld Nr. 14 (6) endlich flog eine Biene von *Cirsium oleraceum* auf *Centaurea-Centaurea-Centaurea* und kehrte dann wieder auf *Cirsium oleraceum* zurück.

Es sind im ganzen nur sechs Beobachtungen, bei denen aber eine größere Anzahl von Fällen der Inkonstanz konstatiert werden

konnte. Die Beobachtungen 1—4 dürften ein Beweis dafür sein, dass sich Bienen und Hummeln durch die Farbe täuschen lassen. Die Bienen und Hummeln flogen von roten bezw. gelben Blüten einer Art auf rote bezw. gelbe einer anderen Art. Besonders interessant ist die Beobachtung (3) auf Feld Nr. 15. Die Hummel flog hier verschiedene Male dicht an die *Gymnadenia conopsea* heran. Da diese einen so intensiven Geruch hat, dass man auch einen einzelnen Stengel nicht im Zimmer behalten kann, muss man annehmen, dass die Hummeln sich entweder vom Geruch nicht leiten lassen oder dass ihr Geruchsinn nur auf Nektar eingestellt ist und andere Gerüche nicht perzipiert. Bei den Beobachtungen 5—6 kommt die Farbe für die Inkonstanz gar nicht oder erst in zweiter Linie in Betracht. Das Resultat der zweiten Beobachtungsreihe ist daher nicht ganz eindeutig, doch dürfte sich auf diesem Wege bei einer größeren Anzahl von Einzelbeobachtungen der Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Farbentüchtigkeit der Bienen und Hummeln verstärken lassen. Die Beobachtungen stimmen mit den von Herrn Geheimrat K. v. Frisch in Freiburg vorgeführten Experimenten überein, wenn man annimmt, dass die Konstanz der Bienen mehrere Tage anhält und die Farbe auch dort als Erkennungszeichen diente.

## Über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Farbänderung.

(Farbxenien und Färbungstelegonie.)

Von A. v. Tschermak (Prag).

Durch systematische Bastardierungen zwischen Kanarienweibchen und Männchen verwandter Wildvogelarten (Fringilliden: Hänfling, Girlitz, Zeisig, Stiglitz, Gimpel) konnte ich vor einigen Jahren (1910) den ersten zuverlässigen Beweis dafür erbringen, dass auch im Tierreiche sogen. Xenien vorkommen. Man versteht darunter Abänderungen, welche mütterliche Organe oder die Hüllen der Frucht (durch Bastardierung) in einer korrespondierenden, patroklinen d. h. durch den Vatertypus bezeichneten Richtung erfahren. In den erwähnten Versuchen betraf die patrokline Abänderung die Zeichnung der Eischale. Während nämlich ein Kanarienweibchen bei Befruchtung durch ein art- und rassegleiches Männchen Eier legt mit unscharfer hellbrauner Fleckung, welche an unbefruchteten Eiern nur angedeutet ist oder nahezu fehlt, liefert dasselbe Individuum bei Befruchtung durch ein Männchen der genannten fremden Arten Eier, die bestimmte schwarzbraune Abzeichen aufweisen. Diese Punkte, Doppelpunkte, Punktreihen, Kurzstriche, Kommata, Geißeln oder Fäden ähneln in hohem Maße der typischen Zeichnung der Reinzuchteier der betreffenden Wildvogelart, so dass daraufhin für

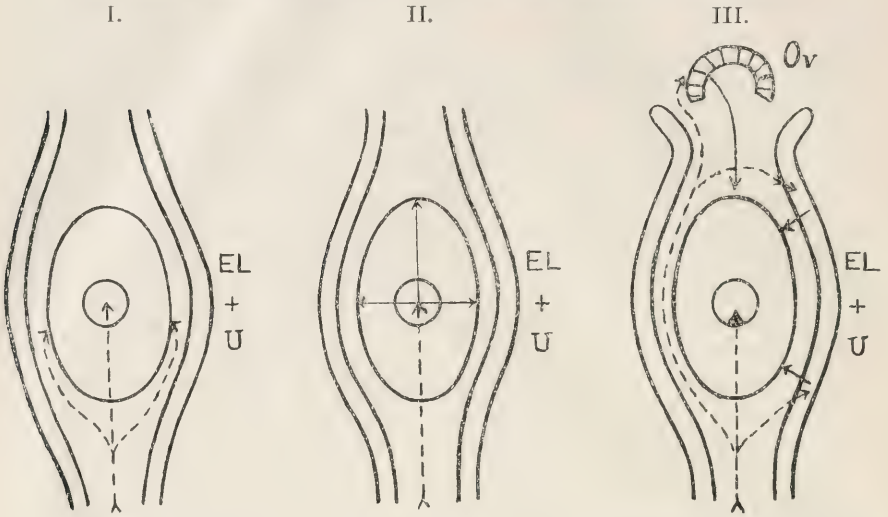
ein geübtes Auge geradezu die Bestimmung der an der Bastardierung beteiligten Vaterart möglich ist. Meine damalige Feststellung nahm bereits ausdrücklich Bezug auf die älteren Angaben von W. von Nathusius (1867) und von Kutter (1877—1878), dass eine „gewöhnliche" bei Reinzucht weißschalige Eier legende Haushenne (wahrscheinlich war die vielverbreitete Rasse Italiener Rebhuhn gemeint) nach Befruchtung mit einem Hahn der Cochinchinarasse, welche bei Reinzucht braune Eier produziert, nunmehr gelbliche Eier legen soll. Diese etwas schwankende Abänderung soll schon wenige Tage nach Beginn der Bastardpaarung einsetzen und im Laufe des Verkehrs der Tiere zunehmen, ohne allerdings die typische Cochinchinafärbung zu erreichen. Diese älteren Angaben sind in umgekehrtem Sinne — nämlich Aufhellung der braunen Reinzuchteifarbe von Plymouth Rock durch Bastardierung mit einem Hahn der typisch weißeiigen Rasse „Italiener oder Livorneser Rebhuhnfarben" — inzwischen von P. Holdefleiß (1911) erhärtet und erweitert worden. Hingegen ist in letzterer Zeit A. Walther (1914) bei der Paarung von Thüringer Pausbäckchenhenne (bei Reinzucht weiße bis gelbliche, ja hellbraune Eifarbe) und Nackthalshahn (rötlichbraune Eifarbe), Krüperhenne (weiß bis gelblich) × Japanesenhahn (weiß bis gelblich, ja hellbraun), Millefleurhenne (braun bis hellbraun) × Pausbäckchenhahn (weiß bis gelblich, ja hellbraun) zu einem wesentlich negativen, höchstens im Fall III angedeutet positiven Resultat bezüglich des Verhaltens der Eifarbe (durchaus negativ bezüglich der Größe bezw. des Gewichtes, der Form und des Glanzes) gelangt. Für dieses Ergebnis möchte ich einerseits die erhebliche, zum Teil von weiß bis hellbraun gehende Variabilität der Eipigmentproduktion bei den gerade gewählten Rassen und Individuen verantwortlich machen, andererseits wohl auch einen besonderen Charakter der benützten Rassen, welcher sie gerade für solche Versuche ungeeignet macht (vgl. meine eigenen Erfahrungen unten!).

Die Feststellung von ganz spezifischen Zeichnungsxenien führte mich dazu, beim Erklärungsversuche die Alternative aufzustellen: entweder spezifische Mitbestimmung der Pigmentierung der Eischale seitens des bastardierten Eidotters (intraovale Xenienreaktion) oder charakteristische, geradezu korrespondierende Umstimmung des mütterlichen Eischalenbildungsapparates durch irgendwelche Bestandteile des fremdartigen Samens (extraovale Xenienreaktion). — Die erstere Möglichkeit bezeichnete ich als zwar einfacher und leichter vorstellbar, die andere jedoch als keineswegs ausgeschlossen.

Diese hier nur ganz kurz erwähnte Alternative, welche ich bereits früher (1910—1912) ausführlich behandelt habe, sei durch zwei schematische Figuren veranschaulicht. Denselben sei noch ein Diagramm über die älteste, heute jedoch überwundene Vorstellung hin-

zugefügt, dass gewisse Spermabestandteile direkt — ohne Umweg über die befruchtete Eizelle — eine chemische Veränderung der Eihüllen bezw. der Eischale zu bewirken vermögen (Seidlitz 1869).

Die drei Bilder bedürfen wohl keiner näheren Erklärung.




Direkter Einfluss des Samens (Seidlitz 1869). Intraovale Xenienreaktion (W. v. Nathusius 1879, P. Holdefleiß 1911). Extraovale Xenienreaktion (A. v. Tschermak 1910).

Schema der drei Möglichkeiten der Xenienreaktion:
(Abkürzungen: $EL + U =$ Eileiter und Uterus, $Ov =$ Ovarium.)

Eine Entscheidung in der oben erwähnten Alternative können einerseits Versuche von Imprägnation mit unfruchtbar, doch sonst nicht unwirksam gemachtem Samen bringen, andererseits Experimente über eventuelle Nachwirkung einer Farbenabänderung nach Aufgeben der Bastardzucht und Wiederherstellung der Reinzucht.

Für eine solche, bisher allerdings nicht sichergestellte Nachwirkung von Bastardierung an den Fruchthüllen oder gar an der Frucht selbst besteht bereits der Terminus „Telegonie". Im speziellen Falle hier handelt es sich um die Frage bloßer Hüllentelegonie bezw. Eifarbentelegonie. Der eventuelle Nachweis eines solchen Vorganges würde für die oben an zweiter Stelle erwähnte Vorstellung, also für einen extraovalen Ursprung der Färbungs- und Zeichnungsxenien des Vogeleies sprechen und damit zur Vorstellung führen, dass bei der Imprägnation irgendwelche Bestandteile des Samens zur Einwirkung auf den mütterlichen Eischalenbildungsapparat gelangen und dessen Tätigkeitszustand mitbestimmen, eventuell in spezifischer Weise verändern. In der Frage der Färbungstelegonie von Vogeleiern liegt bisher nur die ungefähre, nicht näher präzisierte und detaillierte Angabe von

Kutter (1878) vor, dass nach Bastardierung einer weißeiigen Henne mit einem Cochinchinahahn die gelbliche Verfärbung der Eier auch nach Wiederherstellung von Reinzucht abnehmend nachdauere; noch nach Monaten soll hie und da ein gefärbtes Ei gelegt werden.

Von den bezeichneten Gesichtspunkten aus habe ich seit 1912 umfangreiche Versuche über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Farbenänderung durchgeführt[1]). Zur prinzipiellen Sicherstellung von Xenien ist zwar das Auftreten von charakteristischen Zeichnungen, wie sie an den bastardierten Kanarieneiern beobachtet wurden, weit beweiskräftiger als das Auftreten oder Verschwinden von diffuser Färbung, welche beispielsweise Seidlitz (1869), allerdings mit Unrecht, auf eine einfache chemische Reaktion des fremdartigen Samens mit dem Sekret der Uterindrüsen bezog; für die Frage der Nachwirkung ist jedoch das Verhalten der diffusen Eifarbe an dem weit bequemeren Hühnermaterial ohne Einwand brauchbar. Zudem wurden Studien über die Vererbungsweise einzelner Merkmale an den gewonnenen Rassenbastarden ausgeführt und gleichzeitig mancher Fingerzeig für die züchterische Praxis gewonnen. Über diese Ergebnisse wird jedoch bei anderer Gelegenheit berichtet werden.

In meinen Versuchen kamen folgende Rassen zur Verwendung, welche gleich in jener Reihenfolge nebeneinander gestellt seien, nach welcher während bestimmter Fristen Bastardzucht in beiderlei Verbindungsweise durchgeführt wurde.

Tabellarische Übersicht der verwendeten Rassen:

| weißeiig | brauneiig |
|---|---|
| Italiener Weiß | Langshan |
| Italiener Rebhuhnfarben | Plymouth Rock |
| Minorka weiß („alte" Spezialform) | Cochinchina |

Die verwendeten Tiere waren von renommierten, für die betreffenden Rassen als Spezialisten geltenden Züchtern bezogen und von diesen als durchaus rasserein bezeichnet. Es wurden nur solche Hennen verwendet, welche mit den rassegleichen Hähnen Reinzuchteier produzierten, die an Farbe, aber auch an Größe und Form nicht besonders stark variierten. Es kam also keine Henne in Verwendung, die etwa bald reinweiße, bald gelbe oder braune Eier legte. Dieses Verhalten wurde überdies vor Aufnahme der hybriden Ver-

1) Die Durchführung der Versuche wurde mir finanziell ermöglicht durch eine zweimalige Subvention seitens des k. k. österreichischen Ackerbauministeriums, dem ich auch hier meinen besten Dank ausspreche. Ferner bin ich dem I. Österreichischen Geflügelzuchtverein für die Überlassung von Volièren für die Dauer der in Wien durchgeführten Versuche sehr verpflichtet. Seit 1. Nov. 1913 wurden die Versuche im physiologischen Institut der Deutschen Universität in Prag fortgesetzt.

bindung in eigener Versuchseinrichtung noch durch eine etwa 2 Monate währende Reinzucht ($R_I$) kontrolliert; die dabei gewonnenen Reinzuchteier wurden als Standardmaterial konserviert. Nach einer siebenwöchentlichen Isolationszeit — erfahrungsgemäß reichen 20 Tage aus, um eine Nachwirkung des ersten Hahnes auszuschließen[2]) (D. Barfurth) — wurde die erste Bastardzucht ($B_I$) begonnen und durch 10 Monate fortgesetzt, worauf wieder Reinzucht ($R_{II}$) hergestellt wurde. Auf diese wurde teilweise neuerliche Bastardierung ($B_{II}$) und neuerliche Reinzucht ($R_{III}$) folgen gelassen. Von jeder Rasse kamen nur je ein Hahn und je eine Henne in Verwendung, was zwar vom züchterischen Standpunkte aus nicht vorteilhaft ist, zur erstmaligen absoluten Sicherung und für die Übersichtlichkeit der Versuchsergebnisse jedoch zweckmäßiger genannt werden muss. Durchwegs beziehen sich also die gewonnenen Ergebnisse auf je eine und dieselbe Henne, welche abwechselnd in Reinzucht und in Bastardzucht gehalten wurde; so weit als möglich wurde auch ein und derselbe Hahn bei Reinzucht bezw. bei Bastardzucht verwendet. In einer zweiten Versuchsreihe (ab Winter 1914) wird unter Einengung der Rassenzahl — auf Grund der Erfahrungen, die durch die erste Versuchsreihe (1912—1914) gewonnen wurden — zur Verwendung einer Mehrzahl von Hennen gleicher Rasse übergegangen werden.

Über die Ergebnisse meiner Versuche orientiert die tabellarische Übersicht, in welcher auch manche interessant erscheinende Einzelbeobachtungen kurz vermerkt sind. Für jeden speziellen Versuch ist am Schlusse des Kolumnenabschnittes das Resumé gezogen (in Kursivschrift).

Aus den drei in beiderlei Verbindungsweise durchgeführten Versuchsserien ergibt sich in kurzer Zusammenfassung folgendes:

I. Bezüglich Verfärbung durch Bastardierung (Xeniodochie).

In so gut wie allen Fällen ließ sich eine Verfärbung der Hühnereier durch Bastardierung nach der durch die Vaterrasse bezeichneten Richtung hin erkennen. Allerdings war diese Xeniodochie in zwei Fällen (Prot. Nr. 1 $B_I$ — in $B_{II}'$ fehlend — und Prot. Nr. 4 $B_I$) nur angedeutet, in einer Nebenbeobachtung (Prot. Nr. 2 Anm.) nur eben merklich und in einer anderen solchen (Prot. Nr. 5 Anm.) nur gelegentlich vorhanden. In den anderen Fällen war jedoch eine solche Verfärbung deutlich (Prot. Nr. 2 $B_I$ und $B_{II}'$, Prot. Nr. 5 $B_I$), ja sehr deutlich (Prot. Nr. 3 $B_I$, minder $B_{II}$; Prot. Nr. 6 $B_I$ und $B_{II}$). Besonders eindringlich tritt

2) Es ist daher im allgemeinen die Vorsicht geboten, die Eier der ersten 3 Wochen einer Zucht für die entscheidende Beurteilung betreffs Xeniochie und Telegonie auszuschließen.

jener Einfluss hervor bei den Rassenkombinationen: Italiener Rebhuhnfarben ♀ × Plymouth Rock ♂ sowie Cochinchina ♀ × Minorka weiß („alte" Spezialform) ♂ — wenigstens bei den gerade von mir benützten Individuen. Die Farbenänderung durch Bastardierung erfolgte in meinen Beobachtungsfällen ebenso oft in der Richtung von Verstärkung der Pigmentierung von weiß zu braun (Prot. Nr. 1 nur angedeutet, Prot. Nr. 3 sehr deutlich, Prot. Nr. 5 deutlich) als in der umgekehrten Richtung von Abschwächung der Pigmentierung von braun zu weiß (Prot. Nr. 2 deutlich und zwar unter Farbentonänderung ins Rötliche, Prot. Nr. 4 nur angedeutet, Prot. Nr. 6 sehr deutlich). Der Grad der Abänderung ist augenscheinlich wesentlich abhängig von jeder der beiden Rassen bezw. von der gewählten Rassenkombination, ferner von der Verbindungsweise — die reziproken Versuche ergaben keineswegs eine Abänderung von gleichem Grade (Prot. Nr. 1 nur angedeutet — Nr. 2 deutlich; Prot. Nr. 3 sehr deutlich — Nr. 4 nur angedeutet; Prot. Nr. 5 deutlich — Nr. 6 sehr deutlich). Auch die Individualität mag von Einfluss sein, doch vermögen meine zunächst absichtlich auf je eine Henne beschränkten Versuche darüber nichts auszusagen.

Dass die Breite der Variation der Eischalenpigmentierung bei einer und derselben Henne (unter sonst gleichen Bedingungen) die Möglichkeit einer Entscheidung bezüglich Vorhandenseins oder Fehlens von Xeniodochie beeinflussen, ja aufheben kann, braucht kaum nochmals betont zu werden. Speziell zu berücksichtigen ist das Vorkommen von allmählicher, sozusagen spontan fortschreitender Farbenänderung der Eier im Laufe des Lebens einer Henne (eventuell auch des Hahnes) trotz möglichstem Konstanthalten der äußeren Bedingungen. Hierüber scheinen noch exakte Studien zu fehlen, während bezüglich der Größe, bezw. des Gewichtes und der Form solche an der Rasse Plymouth Rock bereits vorliegen (Maynie R. Curtis unter Leitung von R. Pearl). Einen speziellen Fall solcher Art konnte ich beobachten bei Reinzucht von Bastarden erster Generation aus Minorka weiß, „alte" Spezialform ♀ × Cochinchina ♂: die Eifarbe blasste binnen $1^1/_2$ Monaten in der Beobachtungszeit vom 5. II. bis 25. IV. 1914 von dem ursprünglichen hellgelbbraun, allmählich fortschreitend, ab bis zu einem weiterhin recht stabil bleibenden schwach bräunlichem Weiß. Ein hyperkritischer Beurteiler könnte vielleicht versucht sein, die angegebenen Fälle von Xeniodochie auf Täuschung durch eine solche spontan erfolgende „Altersveränderung" der Pigmentierung zurückführen zu wollen. Demgegenüber sei bemerkt, dass einerseits von einer solchen allmählichen Veränderung in all den unter Prot. Nr. 1—6 verzeichneten Hauptbeobachtungen während der Reinzuchten nichts zu bemerken war. Vielmehr trat nach der während der Bastardzucht

**Tabellarische**

der Versuche (1912—1914) über Farbxenien

| Nummer | Mutterrasse zur Reinzucht (R) und zur Bastardzucht (B) verwendet | Vaterrasse zur Bastardzucht (B) verwendet | Eier bei erstmaliger Reinzucht ($R_I$) | Eier bei erstmaliger Bastardzucht ($B_I$) |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Italiener Weiß (Dauernd eine u. dieselbe Henne verwendet.) | Langshan | $R_I$ bis 15. IX. 1912. Rein weiße Farbe, rundliche — plumpe Form. | $B_I$ 4. XI. 1912—1. IX. 1913. Rein weiß bis Spur gelblich, ungeänderte Form. *Angedeutete Xeniodochie.* |
| 2 | Langshan (Dauernd eine u. dieselbe Henne verwendet.) | Italiener Weiß | $R_I$ bis 15. IX. 1912. Farbe ziemlich variant, von mittelgelbbraun bis stark gelbbraun, etwa die halbe Zahl der Eier mit dunkler oder dunkel brauner Fleckung, bezw. Puderung. | $B_I$ 4. XI. 1912—31. VIII. 1913. Deutlich stärkeres Varieren der Färbung unter fortschreitendem Sinken des Mittelwertes, nicht unter einfach fortschreitendem Abblassen. — Variation von recht sattem, etwas rötlichen Gelbbraun bis zu Gelbweiß. Maximum — Extrem von $B_I$ erheblich satter und mehr rötlich als Max. Extrem von $R_I$. Minimum — Extrem (relativ selten!) von $B_{II}$ weitaus blasser als Min. Extrem von $R_I$. Fleckung-Puderung ab 25. IV. 1913 für die weitere Dauer von $B_I$ verschwunden. *Deutliche Steigerung der Variabilität durch Bastardierung, deutliche Xeniodochie bezw. Abschwächung der Pigmentierung unter Änderung des Farbentons aus Gelblich- in Rötlichbraun, Verschwinden der Zeichnung in der zweiten Hälfte von $B_I$.* |

**Übersicht**
und Färbungstelegonie an Hühnereiern.

| Eier bei zweiter Reinzucht (RII) | Eier bei zweiter Bastardzucht (BII) | Eier bei dritter Reinzucht (RIII) und bei dritter Bastardzucht (BIII) |
|---|---|---|
| RII 1. IX. 1913—25. IV. 1914. (Hahn 20. III. 1904 ersetzt.) Rein weiß, typische Form. *Keine Telegonie.* | BII' 25. IV.—5. VII. 1914. (Bastardzucht mit Zwergcochinchinahahn, der bei vorausgeschickter Reinzucht gelblichweiße, kleine, längliche Eier erzeugt hatte.) Rein weiß, ungeänderte Form und Größe — Eier wohl unbefruchtet, wenigstens nicht anbrütbar. *Keine Xeniodochie.* | RIII 5. VII.—14. VII. 1914. Rein weiß, typische Form. BIII 14. VII.—13. X. 1914. Rein weiß, typische Form. *Keine Xeniodochie.* |
| RII 1. IX. 1913—25. IV. 1914. (Hahn 7. II. 1914 ersetzt.) Ziemlich variant von starkem Rötlichbraun bis Weißbraun, Mittel minder satt und mehr rötlich als in RI. Max. Extrem von RII minder satt als Max. Extrem von RI oder gar BI; Min. Extrem von RII erheblich weißlicher als Min. Extrem von RI, jedoch etwas weniger weißlich als Min. Extrem von BI. Puderung nur auf dem ersten Reinzuchtei vom 3. II. 1914 in der Spitzpolhälfte vorhanden, sonst dauernd verschwunden wie bereits in der zweiten Hälfte von BI. *Deutliche Minderung der Variabilität durch Wiederherstellung der Reinzucht, deutliche Telegonie bezw. Nachdauer der Abschwächung der Pigmentierung, Nachdauer der Tonänderung in Rötlichbraun und Nachdauer des Verschwundenbleibens der Zeichnung* (mit einem Ausnahmefall). | BII' 25. IV.—9. VII. 1914. (Bastardzucht*) mit ♂ $F_1$ [Minorka weiß ♀ × Cochinchina ♂], der bei vorausgeschickter Reinzucht mit Schwester ♀ $F_1$ [Minorka weiß ♀ × Cochinchina ♂] zuerst hellgelbbraune, später fortschreitend hellere, bis schwach bräunlichweiße Eier produziert hatte.) Geringe Variabilität von rötlichem Weißbraun bis rötlich oder gelblichbraunem Weiß, Mittel noch weniger satt als in RII. Max. Extrem von BII' sehr erheblich minder satt als Max. Extrem von RII; Min. Extrem von BII' etwas weniger weiß als Min. Extrem von RII oder als Min. Extrem von BI. — Puderung dauernd ausnahmslos verschwunden. — Verglichen mit Reinzucht von ♀ $F_1$ × ♂ $F_1$ (Geschwister — 5. II. bis 25. IV. 1914) des angepaarten Bastardes, zeigt das Mittel von BII' stärkere Pigmentierung als das Mittel dieser Reinzucht, zeigen beide Extreme von BII' stärkere Pigmentierung als beide Extreme dieser Reinzucht. *Sichtliche Xeniodochie bezw. weitere Abschwächung der Pigmentierung und Verschwundenbleiben der Zeichnung infolge neuerlicher Bastardierung.* | RIII 9.—14. VII. 1914. Keine Eiproduktion. BIII 14. VII.—1. XI. 1914 (mit Ital. Weiß). Eiproduktion 10.—26. IX. Zieml. gleichmäßig, durchschnittlich zwischen dem Mittel von RII und von BII' stehend. *Geringere Xeniodochie als in BII'.* |

*) Anm. Bastardzucht einer reinen Form mit einem Hybriden ist durch das Symbol BI' bezeichnet. — Die umgekehrte Bastardierung ♀ $F_1$ [Minorka weiß ♀ × Cochinchina ♂] × Langshan ♂ 25. IV.—9. VII. 1914 ergab ganz geringe, variierende Verstärkung der Pigmentierung (etwas stärker bräunlichweiß) gegenüber dem letzten Stadium der vorausgegangenen Reinzucht (5. II.—25. IV. 1914), doch weit unter dem ersten Stadium dieser Reinzucht. *Eben merkliche Xeniodochie.*

**Tabellarische**
der Versuche (1912—1914) über Farbxenien

| Nummer | Mutterrasse zur Reinzucht (R) und zur Bastardzucht (B) verwendet | Vaterrasse zur Bastardzucht (B) verwendet | Eier bei erstmaliger Reinzucht ($R_1$) | Eier bei erstmaliger Bastardzucht ($B_1$) |
|---|---|---|---|---|
| 3 | Italiener Rebhuhnfarben (Dauernd eine u. dieselbe Henne und je ein und derselbe Hahn verwendet.) | Plymouth Rock | $R_1$ bis 15. IX. 1912. Wenig variierende, ganz schwach gelblichweiße Färbung, längliche und grazile Form (dauernd unverändert bleibend). | $B_1$ 4. XI. 1912—1. IX. 1913.*) Unter geringem Oszillieren anfangs (bis April 1913) recht starke Verfärbung in helles Braungelb, allmähliche Abnahme, später (7. V. 1913) schon weit weniger gelb, nur gelbweiß — doch durchwegs noch gelblicher als Max. Extrem von $R_1$. *Steigerung der Variabilität durch Bastardierung, sehr deutliche Xeniodochie bezw. Verstärkung der Pigmentierung infolge Bastardierung.* |
| 4 | Plymouth Rock (Dauernd eine u. dieselbe Henne und je ein und derselbe Hahn verwendet.) | Italiener Rebhuhnfarben | $R_1$ bis 15. IX. 1912. Ziemlich variierende Eifarbe von weißbraun bis mittelbraun, mit braunen Flecken. (Heller als die Eier in sonstigen Reinzuchten von Plymouth Rock.) | $B_1$ 4. XI. 1912—1. IX. 1913. Deutlich stärker und zwar unregelmäßig variierend von satter gelb- oder rötlichbraun bis graugelb oder braunweiß. Min. Extrem von $B_1$ ist ein wenig heller als Min. Extrem von $R_1$ (1 Ei am Stumpfpol stark rötlichbraun, am Spitzpol mittelbraun). — Fleckung dauernd verschwunden. *Deutliche Steigerung der Variabilität durch Bastardierung, Xeniodochie nur angedeutet.* |

**Übersicht**
und Färbungstelegonie an Hühnereiern.

| Eier bei zweiter Reinzucht (RII) | Eier bei zweiter Bastardzucht (BII) | Eier bei dritter Reinzucht (RIII) und bei dritter Bastardzucht (BIII) |
|---|---|---|
| RII 1. IX. 1913—25. IV 1914.<br>Ziemlich variante gelbweiße Färbung, anfangs sogar etwas satter als am Ende von BI, satteste Stufen ganz auffallend an satteste Stufen von BI heranreichend; allmählich (speziell ab 11. IV. 1914) abnehmend — doch nie so schwach gelblichweiß wie in RI, noch immer etwas gelblicher.<br>*Sehr deutliche Telegonie bezw. Nachdauer verstärkter Pigmentierung und erhöhter Variabilität.* | BII 25. IV.—7. VI. 1914.<br>Etwas satter gelblich als in RII gegen Schluss, nicht so satt wie in RII zu Anfang.<br>*Minder deutliche Xeniodochie bezw. geringe neuerliche Verstärkung der Pigmentierung.* | RIII 7. VI.—14. VII. 1914.<br>(Relativ früh aufgenommen, da Plymouth Rock-Hahn † 7. VI. 1914.)<br>Zum Teil weißlicher als in BII, vereinzelt an Max. Extrem von BII heranreichend, nicht so stark pigmentiert wie in RII zu Anfang. Doch von RI noch immer merklich verschieden, besonders auffällig in den satteren Stufen, z. B. noch am 12. VII. 1914 deutlich gelbweißes Ei produziert.<br>*Minder deutliche Telegonie bezw. Nachdauer wenig verstärkter Pigmentierung.*<br><br>BIII' ab 14. VII. 1914.<br>Bastardzucht mit ♂ $F_1$ [Plymouth Rock ♀ × Ital. Rebh. ♂].<br>Stärker variierend als in RIII, Max. Extrem gelblicher, Min. Extrem weißlicher, Mittel etwas gelblicher als in RIII.<br>*Angedeutete Xeniodochie.* |
| 1. IX. 1913—5. V. 1914.<br>(Plymouth Rock-Henne †.)<br>Ziemlich variant, doch Spielraum deutlich enger als in BI, von mittlerem Rötlichbraun bis Weiß-Rötlichbraun. Mittel von RII erheblich satter als Mittel von RI, kein Ei so satt wie Max. Extrem von BI; Min. Extrem von RII etwas blasser als Min. Extrem von RI und als Min. Extrem von BI. Fleckung dauernd verschwunden.<br>*Deutliche Minderung der Variabilität durch neuerliche Reinzucht; betreffs Telegonie keine Aussage möglich.* | — | — |

*) Anm. Eine Bastardhenne ♀ $F_1$ (Ital. Rebh. ♀ × Plymouth Rock ♂), vereint gehalten mit ♂ $F_1$ (Plymouth Rock ♀ × Ital. Rebh. ♂) vom 5. II.—11. III. 1914, enthielt nach ihrem durch Legenot verursachten Tode (11. III. 1914) ein Ei mit weißgelblicher Schale.

**Tabellarische**

der Versuche (1912—1914) über Farbxenien

| Nummer | Mutterrasse zur Reinzucht (R) und zur Bastardzucht (B) verwendet | Vaterrasse zur Bastardzucht (B) verwendet | Eier bei erstmaliger Reinzucht ($R_1$) | Eier bei erstmaliger Bastardzucht ($B_1$) |
|---|---|---|---|---|
| 5 | Minorka weiß (Dauernd eine u. dieselbe Henne verwendet.) | Cochinchina | $R_1$ bis 15. IX. 1912.*) Ziemlich variant, reinweiß bis gelblichweiß. | 4. XI. 1912—24. V. 1913. (Henne † 24. V. 1913.) Stark variant, von gelblichweiß bis hellgelbbraun, Mittelwert erheblich höher als Mittelwert von $R_1$. *Steigerung der Variabilität durch Bastardierung; deutliche Xeniodochie bezw. Verstärkung der Pigmentierung.* |
| 6 | Cochinchina (Dauernd eine u. dieselbe Henne und ein und derselbe Hahn zur Bastardierung verwendet.) | Minorka | $R_1$ bis 15. IX. 1912. Wenig variierend, mäßig bis mittel rötlich-gelbbraun. | $B_1$ 4. XI. 1912—1. IX. 1913. Stark variierend von satt rötlich-gelbbraun (z. T. erheblich satter als in $R_1$) durch braungelb bis zu bräunlich-weiß und zwar in irregulärem Schwanken (1 Ei maximal rotgelbbraun mit weißen Spritzern an der Stumpfpolhälfte; 1 Ei am Stumpfpole mittelbraun, am Spitzpole bräunlich-weiß). *Steigerung der Variabilität durch Bastardierung, sehr deutliche Xeniodochie bezw. Abschwächung der Pigmentierung.* |

**Übersicht**
und Färbungstelegonie an Hühnereiern.

| Eier bei zweiter Reinzucht (RII) | Eier bei zweiter Bastardzucht (BII) | Eier bei dritter Reinzucht (RIII) |
|---|---|---|
| — | — | — |
| RII 1. IX. 1913—5. II. 1914.<br>(Unbefruchtete Eier während Isolierung, da Cochinchina-Hahn † 24. V. 1913.)<br>Gleichmäßig, satt rötlichgelbbraun wie Max. Extreme unter BI, erheblich satter als RI. Vor dieser Legeperiode sehr lange Pause:<br>1. IX. 1913—20. I. 1914.<br>*Aufhören des Variierens bei Aufgeben der Bastardzucht, keine Telegonie (allerdings große Pause!)* | BII ab 5. II. 1914.<br>Neuerlich starkes Variieren, ähnlich wie in BI von satt rötlich-gelbbraun bis weißlich-gelb bezw. graugelb. Min. Extrem in BII nicht so licht wie in BI. — (1 Ei gleichmäßig satt rotgelbbraun mit weißen Punkten auf der ganzen Oberfläche; 1 Ei weißgelb mit braunen Punkten in der Spitzpolhälfte; 1 Ei mittelgelbbraun am Spitzpol, bräunlichweiß am Stumpfpol.)<br>*Steigerung der Variabilität durch Bastardierung, doch mit etwas geringerem Spielraum als in BI. Sehr deutliche Xeniodochie bezw. Abschwächung der Pigmentierung.* | —<br>*) Anm. Über die von Nachkommen aus dieser Bastardierung (♀ und ♂ $F_1$ [Minorka ♀ × Cochinchina ♂]) erzeugten Eier siehe unter Prot. Nr. 2. — Eine Henne einer anderen Spezialform der Rasse Minorka weiß (als Minorka „neu" bezeichnet) legte bei Reinzucht rein weiße Eier, bei Bastardierung zuerst mit einem atypischen, dann mit einem typischen Hybriden ♂ $F_1$ [Cochinchina ♀ × Minorka weiß „alt" ♂] im allgemeinen rein weiße, nur vereinzelt gelbliche Eier, was einer gelegentlichen Xeniodochie entspricht. |

$B_I$ oder $B_{II}$ erfolgten Abänderung die Tendenz zu einer gegensätzlichen Veränderung während der folgenden Reinzucht $R_{II}$ oder $R_{III}$ hervor. Andererseits wäre es sehr sonderbar, wenn eine spontane Altersveränderung bei den weißeiigen Rassen in einer Zunahme der Pigmentierung, bei den brauneiigen Rassen gerade umgekehrt in einer Abnahme der Pigmentierung gelegen wäre. Endlich schließt der zweifellose Einfluss, den die Bastardierung gleichzeitig auf den Spielraum der Eifarbenvariation besitzt, eine solche Annahme völlig aus.

An der Möglichkeit bei Auswahl geeigneter Rassen und Individuen und bei geeigneter Rassenkombination und Verbindungsweise zweifellose Eischalenxenien zu produzieren, ist demnach für Rassenkreuzungen in der Formengruppe „Haushuhn" ebensowenig zu zweifeln als für die früher mitgeteilten Artbastardierungen in der Familie der Fringilliden. Im Gegensatze zur Veränderung der Hühnereifarbe durch Bastardierung wurde eine solche der Größe und der Form nicht beobachtet (in Bestätigung des Befundes von A. Walther). Ich gelange somit zu einer Erhärtung meiner früheren Angaben und zu einer Bestätigung der Beobachtungen von W. v. Nathusius, Kutter und P. Holdefleiß. Die ersteren beiden Autoren konstatierten, wie oben erwähnt, eine Zunahme der Pigmentierung bei der Bastardierung weißeiig (Ital. Rebhuhn?) ♀ × brauneiig (Cochinchina) ♂, der letztgenannte Beobachter eine Abnahme der Pigmentierung bei der umgekehrten Verbindung brauneiig (Plymouth Rock) ♀ × weißeiig (Ital. Rebhuhnfarben) ♂.

Als interessantes Datum muss die Erscheinung hervorgehoben werden, dass Bastardierung wenigstens in bestimmten Fällen, die Variabilität der Eifarbe in deutlichem Ausmaße erhöht. Es wurde dies speziell in den Fällen Prot. Nr. 2, 3, 4, 5, 6 konstatiert und durch die Feststellung einer Minderung der Variabilität nach Aufgeben der Bastardzucht ($B_I$), also bei nachfolgender Reinzucht erhärtet.

Diese Folge der Bastardierung weist m. E. darauf hin, dass durch die Imprägnation mit fremdrassigem Sperma die Pigmentsekretionsstätten in einen geänderten Reaktions- bezw. Tätigkeitszustand versetzt werden, welcher bald zu einer sogar verstärkten Ausprägung des Rassencharakters an Eipigmentierung, bald zu einer Minderung derselben in der Richtung der bastardierenden Vaterrasse führt. Man kann geradezu von einer Gleichgewichtserschütterung sprechen, von einem Versetzen in Oszillation unter Verschiebung der Mittellage nach der väterlichen Seite hin, von einer Art Wettstreit zwischen Rassencharakter und Fremdcharakter, wobei bald der eine, bald der andere siegt und der Rassencharakter gelegentlich sogar stärker zum Ausdrucke kommt als zuvor bei Rein-

zucht. Ausdruck eines Wettstreites der beiden gegensätzlichen Faktoren ist auch die mitunter beobachtete ungleichmäßige Färbung der beiden Eipole bezw. Eihälften (vgl. Prot. Nr. 4 $B_I$ sowie Nr. 6 $B_I$ und $B_{II}$).

Bezüglich des Verhaltens der Xeniodochie bei wiederholtem Wechsel von Reinzucht und Bastardzucht sei bemerkt, dass der verfärbende Einfluss der Bastardierung immer schwächer auszufallen scheint. So war derselbe bei Fall 2 in $B_{II'}$, noch mehr in $B_{III}$ weit geringer als in $B_I$; auch bei Fall 3 war die Wirkung in $B_{II}$, noch mehr in $B_{III'}$ geringer als in $B_I$. Es scheint der pigmentbildende Anteil des Sexualapparates wiederholt gegensätzlich beeinflusster Hennen überhaupt minder reaktionsfähig zu werden, gewissermaßen an Plastizität seiner Funktion zu verlieren und mehr oder weniger in einer Mittellage zu erstarren (vgl. das über Telegonie bei wiederholtem Zuchtwechsel zu Bemerkende).

Mit der vorstehenden Darstellung ist allerdings die oben nur als Möglichkeit erwähnte Vorstellung einer extraovalen Xenienreaktion als gesichert vorweggenommen. Die Berechtigung wird sich jedoch aus den nachstehenden Ausführungen über Telegonie ergeben.

## II. Bezüglich Nachdauer der durch Bastardierung erfolgten Verfärbung (Telegonie).

In bestimmten Fällen ließ sich eine gewisse Nachdauer der durch Bastardierung bewirkten Veränderung der Schalenfarbe während der nachfolgenden Reinzucht erkennen. Eine solche Telegonie wurde zwar bei Fall 1 und 6 (bei Fall 5 fehlt $R_{II}$) vermisst, auch war bei Fall 4 infolge relativ großer Variabilität keine Aussage möglich — doch war bei Fall 3 in $R_{II}$ die Nachwirkung sehr deutlich (in $R_{III}$ minder deutlich), ebenso bei Fall 2 in $R_{II}$ unverkennbar. In Fall 3 bestand der telegone Effekt in einer nachdauernden Verstärkung, in Fall 2 in einer nachdauernden Minderung der Pigmentierung und Farbentonänderung ins Rötliche. In Fall 3 erfolgte ein allmähliches Abklingen, ohne dass nach siebenmonatlicher Reinzucht ($R_{II}$) die ursprüngliche Eifarbe (von $R_I$) erreicht worden wäre. Auch in Fall 2 war die Veränderung nach der gleichen Zeit noch merklich. Beide einmal (dann neuerdings) bastardierten Hennen blieben in ihrer Pigmentproduktion alteriert, sozusagen aus der durch $R_I$ bezeichneten typischen Lage abgelenkt. Vom züchterischen Standpunkte sind die benützten Hennen, d. h. die Italiener Rebhuhn-Henne als durch Bastardierung mit einem Plymouth Rock-Hahn, ebenso die Langshan-Henne als durch Bastardierung mit einem Italiener Weiß-Hahn nachhaltig „verdorben“ zu bezeichnen, da die

erstere Henne atypischerweise statt weißer oder ganz schwach gelblichweißer Eier solche mit deutlich gelblicher, mitunter sehr deutlich gelblicher Schale legt — die Langshan-Henne statt sattbrauner nur weißbraune Eier produziert.

Andererseits vermochte neuerliche Bastardierung auch aus der telegonen Ablenkungslage heraus — neben neuerlicher Steigerung der Variabilität — eine neuerliche Ablenkung nach der Richtung der bastardierenden Vaterrasse hin zu bewirken: eine solche neuerliche Xeniodochie von telegoner Lage aus wurde in Fall 2 (BII' und BIII) und in Fall 3 (BII und BIII') festgestellt. Im ersteren Falle erfolgte sie im Sinne weiterer Abschwächung, im anderen Falle im Sinne weiterer Verstärkung der Pigmentierung.

Bei wiederholtem Wechsel von Bastardzucht und Reinzucht scheint die Telegonie — ebenso wie dies oben von der Xeniodochie bei wiederholtem Wechsel von Reinzucht und Bastardzucht bemerkt wurde — abzunehmen (so bei Fall 3 in RIII gegenüber RII), ohne dass — wenigstens in der bisherigen Beobachtungsdauer — die Ausgangslage (RI) wieder erreicht wurde. Auch die Steigerung der Variabilität durch Bastardierung scheint, trotz sichtlicher Abnahme infolge neuerlicher Reinzucht (RII bezw. RIII), in gewissem Grade nachzudauern (vgl. Fall 3).

Die nächste Versuchsreihe soll die bisher gemachten Feststellungen an einer größeren Anzahl von Hennen der Italiener Rebhuhn- und der Langshan-Rasse nachprüfen[3]).

Schon durch die abgeschlossene erste Beobachtungsreihe glaube ich den ersten stichhaltigen Beweis (von der nur gelegentlichen Angabe Kutter's [1878] abgesehen) erbracht zu haben für das Vorkommen von Eischalentelegonie, bezw. Nachdauer der bastardiven, xeniodochischen Verfärbung an Hühnereiern. Ein genauer Systematiker mag ja diese Art von Xeniodochie nur als eine Pseudoform bezeichnen, weil sie nur die Eihüllen, nicht weiter abliegende mütterliche Teile betreffe. Allerdings sind Fälle von korrespondierender Abänderung solcher Art, also „echte" Xenien — ebenso Fälle von „echter" Telegonie, welche oogene Teile bezw. den Embryo selbst betreffen würde, — überhaupt nicht mit irgendwelcher Zuverlässigkeit beobachtet und zwar weder bei Pflanzen noch bei Tieren. Auf die diesbezüglichen Literaturangaben sei hier nicht weiter eingegangen. Nur sei nachdrücklich betont, dass mit der Feststellung einer Färbungstelegonie der Hühnereischale in gewissen Fällen meinerseits keineswegs die Möglichkeit oder Wahrscheinlich-

3) Ich beabsichtige dann deren Ergebnisse in Zusammenhang mit jenen der ersten Versuchsserie ausführlicher darzustellen unter gleichzeitiger Anführung kolorimetrischer Angaben über die Färbungsgrade. Das bisher gewonnene Material wurde als ziemlich umfangreiche Sammlung konserviert, soweit es nicht zur Nachzucht Verwendung fand.

keit einer „echten" Embryotelegonie behauptet wird. Vielmehr sind die festgestellten Erscheinungen des ersteren Gebietes prinzipiell ganz anders zu beurteilen als die angeblichen Phänomene des letzteren Gebietes. Der Nachweis des Vorkommens einer chromatischen Eihüllentelegonie gestattet überhaupt keinerlei Schluss zugunsten der Annahme einer Embryotelegonie.

Der Nachweis des Vorkommens von chromatischer Eischalentelegonie entscheidet, wenigstens mit höchster Wahrscheinlichkeit, die eingangs erörterte Alternative: intraovale oder extraovale Natur der Xenienreaktion im letzteren Sinne. Mit der Möglichkeit einer extraovalen Xenienreaktion hatte ich schon beim erstmaligen Nachweise von chromatischen Eischalenxenien an Fringillidenarten gerechnet. Jedoch musste diese Eventualität damals noch als gleichwertig mit der entgegenstehenden Möglichkeit einer intraovalen Xenienreaktion behandelt werden. Ich gelange demnach auf Grund des Nachweises, dass bastardive Verfärbung der Hühnereischale bei neuerlicher Reinzucht nachdauern kann, dass ferner Bastardierung die individuelle Variabilität der Pigmentproduktion steigert, dazu, eine charakteristische Beeinflussung des weiblichen Genitaltraktes durch gewisse Bestandteile des rasse- oder artfremden Spermas (eventuell auch des art- und rassegleichen, bloß individual- oder körperfremden) anzunehmen. Diese Beeinflussung hat die Tendenz, den noch nicht genau bekannten Ort und Modus der Pigmentproduktion nach der durch die bastardierende Vaterart bezeichneten Richtung hin abzuändern. Diese Einflussnahme zielt also ab auf eine korrespondierende, patrokline Umstimmung des die Eischalenproduktion, speziell die Eischalenpigmentierung besorgenden Anteiles des weiblichen Genitalapparates. Nach dieser Auffassung erfolgt — im Prinzip unabhängig von der Befruchtung der Eizelle — irgendeine Imprägnation auch der bleibenden Anteile des mütterlichen Fortpflanzungsapparates[4]). Es kommt dabei, wenigstens in gewissen Fällen, zu einem deutlichen Wettstreit der ursprünglichen, mütterlichen bezw. rasse- oder artgemäßen Disposition oder Tätigkeit des Pigmentierungsapparates und dem intoxikativen, rasse- oder artfremden Faktor. Dieser Wettstreit äußert sich speziell in einem Wechsel zwischen Verstärkung der rassegemäßen Pigmentproduktion und rassefremder Minderung derselben — ein Wechsel, welcher an einem und demselben Ei merklich sein kann. Dieser Wettstreit hat einen ähnlichen Charakter wie jener, welcher bei gewissen Intoxikationen oder Infektionen zu beobachten ist

4) In solchen Fällen könnte man geradezu von einer „Genitaltrakt-Befruchtung" sprechen und diese in eine gewisse Analogie zum sogen. vegetativen Befruchtungseffekt am pflanzlichen Fruchtknoten setzen — ein Effekt, der gleichfalls im Prinzip unabhängig ist von der Befruchtung der Eizelle selbst (vgl. E. v. Tschermak).

zwischen einer erzwungenen abnormen Tätigkeit und der eventuell reaktiv verstärkten normalen Tätigkeit desselben Organs.

Über den Ort, die Art und die Vermittlungsstoffe dieser Einflussnahme ist heute noch keine spezielle Aussage möglich. Ist doch beim Vogel auch mit der Möglichkeit zu rechnen, dass das Ovarium das Pigment bezw. eine Vorstufe des Pigments für die Eischale liefert oder wenigstens irgendwie an der Pigmentbildung mitwirkt (Wickmann 1893). Ob dabei ein direktes Eindringen von Spermatiden in mütterliches Gewebe, speziell in die Schleimhaut des Eileiters, beim Vogel speziell in das Ovarialgewebe oder in die Kalkdrüse des sogen. Uterus in Betracht kommt, bleibe dahingestellt. Eine solche Immigration oder Infektion der Mucosadrüsengänge, der Mucosazellen und des submucösen Bindegewebes ist bekanntlich von Kohlbrugge (1912) sowohl für das Haushuhn als auch für Maus und Kaninchen angegeben, von anderer Seite jedoch bestritten worden. Sicher ist mit der Möglichkeit eines Eindringens des fremdrassigen oder fremdartigen Spermaeiweiß in gelöster Form und zwar mit einem Eindringen in die Uteruswand, speziell in die Elemente der Kalkdrüse, aber auch in das Ovarialgewebe, weiterhin in die Blutbahn zu rechnen. So konnten Waldstein und Ekler (1913) das Auftreten spezifischer Abwehrfermente im Sinne von Abderhalden gegen rasse- oder artgleiches, nur individual- oder körperfremdes Spermaeiweiß im Blute weiblicher Tiere nachweisen, welche vorher belegt worden waren. Die Vorstellung, dass gewisse Stoffe des Spermas eine intoxikative Umstimmung an den die Eischalenpigmentierung besorgenden Anteilen des weiblichen Genitalapparates bewirken, kann sich also bereits auf eine Anzahl von Beobachtungen stützen, welche von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus unternommen wurden. Über den Träger der sozusagen toxischen Stoffe, sowie über deren Natur, dürften Versuche Aufklärung bringen, in denen Xenienwirkung angestrebt werden soll durch Einbringung von Spermatiden gleicher Art neben fremdartigem bezw. fremdrassigem Sperma, dessen Spermatiden entfernt oder sei es mechanisch, sei es aktinisch, durch ultraviolette oder durch Radiumstrahlungen, zerstört worden sind (von mir bereits 1912 geplant), oder neben Stoffen, die man aus dem fremdartigen bezw. fremdrassigen Sperma isoliert hat.

Gewiss wird diese Vorstellung sowie die damit eröffnete weitere Perspektive, dass die Resorption gewisse Spermabestandteile, speziell bei Rassen- oder Artverschiedenheit, aber vielleicht auch bei Rassen- oder Artgleichheit, also bloßer sexualer Typenverschiedenheit, eine Intoxikation des weiblichen Organismus und eine spezifische, ja korrespondierende Beeinflussung gewisser Funktionen desselben hervorzurufen vermag, manchem etwas zu kompliziert und zu kühn erscheinen. Doch führen die mitgeteilten Beobachtungen

über Verfärbung von Hühnereiern durch Bastardierung und über Nachdauer dieser Verfärbung ungezwungen zu jener Annahme, die sich bereits als Arbeitshypothese bewährt hat. Weitere Beobachtungen werden über deren Zuverlässigkeit zu entscheiden haben.

## Zitierte Literatur.


Curtis, Maynie R., A Biometrical Study of Egg-Production in the Domestic Fowl. IV. Factors influencing the size, shape and physical constitution of eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. **39**, S. 217—327, 1914.

Holdefleiß, F., Versuche über Xenienbildung und Vererbungsgesetze bei der Kreuzung von Hühnern. Ber. a. d. physiol. Labor. und der Versuchsanstalt des landw. Inst. d. Univ. Halle. H. **20**, 1—20. Hannover 1911.

— Die Beziehungen zwischen der Pflanzen- und Tierzüchtung in ihren Arbeitsmethoden und gemeinsamen Aufgaben im Anschluss an Vererbungsversuche mit Mais und Hühnern. 25. Flugschrift d. D. Ges. f. Züchtungskunde 1913.

Kohlbrugge, J. H. F., Der Einfluss der Spermatozoiden auf den Uterus. Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol. Bd. **12**, S. 359—368, 1910.

— Die Verbreitung der Spermatozoiden im weiblichen Körper und im befruchteten Ei. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. **35**, S. 165—188, 1912.

Kutter, Betrachtungen über Systematik und Oologie vom Standpunkte der Selektionstheorie. 1. Teil. Cabanis' Journal f. Ornithol. Bd. **25**, S. 396—423, 1877; 2. Teil Bd. **26**, S. 300—348, spez. S. 319, 1878.

Matenaers, F. T., Die Farbe der Eier. D. Landw. Presse, **36**. Jahrg., Nr. 27, S. 297—298 (3. April 1909).

Nathusius, W. v., Über die Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd, **18**, S. 225—270, spez. S. 228—229, 1868.

— Betrachtungen über die Selektionstheorie vom Standpunkte der Oologie. Cabanis' Journ. f. Ornithol. **27**. Jahrg., S. 225—261, spez. S. 238—239, 1879.

Pearl, R., Studies on the physiology of reproduction in the domestic fowl. I. Regulation in the morphogenetic activity of the oviduct. Journ. of Exp. Zool. Vol. **6**, p. 339—359, 1909.

Pearl, R. and Surface, Frank M., The nature of the stimulus which causes a shell to be formed on the bird's egg. Rep. of the Maine Agric. Exp. Station 1909.

Seidlitz, G., Die Bildungsgesetze der Vogeleier in histologischer und genetischer Beziehung und das Transmutationsgesetz der Organismen. 58 S., spez. S. 26. Leipzig 1869, Engelmann.

Tschermak, A. v., Einfluss der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. Umschau, **14**. Jahrg., Nr. 39, S. 764—766 (24. Sept. 1910).

— Über den Einfluss der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern. Biol. Centralbl. Bd. **30**, Nr. 19, S. 641—646 (1. Okt. 1910).

— Über Abänderung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Urania (Wien), 5. Jahrg., Nr. 1, S. 2—4 (6. Januar 1912).

— Über Veränderung der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. **148**, S. 367—395, 1912 (zugleich erschöpfende Literaturübersicht).

Tschermak, E. v., Über den Einfluss der Bestäubung auf die Ausbildung der Fruchthüllen. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. **20**, S. 7—16, 1902.

Waldstein, E. und Ekler, R., Der Nachweis resorbierten Spermas im weiblichen Organismus. Wien. klin. Wochenschr. **26**. Jahrg., H. 42, S. 1689—1692 (Okt. 1913).

Walther, Ad. R., Über den Einfluss der Rassenkreuzung auf Gewicht, Form, Glanz und Farbe der Hühnereier. Landw. Jahrb. Bd. **46**, S. 89—104, 1914.

## C. Fruwirth. Die Pflanzen der Feldwirtschaft.

Gr. 8. VIII und 160 Seiten, mit 4 farbigen und 3 schwarzen Tafeln, 85 Abbild. im Text. Stuttgart 1913. Franck'sche Buchhandlung.

Das im Rahmen eines populären Werkes (Die Pflanzen und der Mensch) als 2. Band erschienene Werk behandelt die für den Menschen wichtigsten Pflanzen der Feldwirtschaft. Nach einer kurzen geschichtlichen Übersicht über Ursprung und Wanderung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen werden in einem zweiten Abschnitt die Getreide, die Hülsenfrüchte, die Hackfrüchte, die Handels- und die Futterpflanzen eingehend besprochen. In einem dritten Abschnitt wird erörtert, wie neue Formenkreise bei Kulturpflanzen entstehen. Im vierten Abschnitt bespricht Verf. den Wert dieser Pflanzen für die Privat- und Weltwirtschaft. Ein Anhang endlich erörtert die Technik der landwirtschaftlichen Pflanzenkultur.

P.

## Remo Grandori. Risultati dei nuovi Studi Italiani sulla Filossera della Vite.

Kl. 8. XV und 256 Seiten. Mit 17 Tafeln und 1 Fig. im Text. Mailand 1914. Ulrico Hoepli.

In Frankreich, wo die Verheerungen durch die von Amerika auf unbekanntem Wege eingeschleppten *Phyloxera* sich zuerst in erschreckendem Maße gezeigt hatten, waren schon zahlreiche Beobachtungen über die Lebensgewohnheiten des Insektes angestellt worden, ohne jedoch alle Unsicherheit zu beseitigen. In Italien sind auf Anregung des Ministeriums der Landwirtschaft eingehende Studien über die Biologie der *Phyloxera* angestellt worden, durch Grassi und seine Schüler, deren Ergebnisse im Jahre 1912 veröffentlicht worden sind. Im vorliegenden Bändchen gibt der Verf., einer der Mitarbeiter Grassi's, eine gedrängte Übersicht jener Studien in der Hoffnung, dass sie allen, welche an denselben ein Interesse haben, von Nutzen sein werde.

P.

***Abgabe von Nährgelatine durch die Königliche Landesanstalt für Wasserhygiene*** *in Berlin-Dahlem, Post: Berlin-Lichterfelde 3, Ehrenbergstrafse 38, 40, 42.*

*Die Königliche Landesanstalt für Wasserhygiene hat mit der Abgabe von Nährgelatine, die für die Zwecke der bakteriologischen Wasseruntersuchung bestimmt ist, begonnen. Der Preis für je ein Reagensgläschen mit 10 ccm Nährgelatine (ausschließlich Verpackung) ist, den Selbstkosten der Anstalt entsprechend, auf 18 Pfg. festgesetzt.*

*Eine Abgabe unter 10 Stück kann nur in Ausnahmefällen stattfinden; für größere Aufträge muß sich die Landesanstalt eine Lieferzeit von etwa 8 Tagen vorbehalten.*

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Nürnberg, Roonstr. 13. einsenden zu wollen.**

Bd. XXXV. 20. Februar 1915. № 2.

Inhalt: **Bönner**, Die Überwinterung von *Formica picea* und andere biologische Beobachtungen. — **Mertens**, Zur Frage des Melanismus bei Eidechsen aus der *Lacerta muralis*-Gruppe. — **Prochnow**, Das Springen der Schnellkäfer, physikalisch betrachtet. — **Kohlbrugge**, War Darwin ein originelles Genie? — Abderhalden, Abwehrfermente.

## Die Überwinterung von Formica picea und andere biologische Beobachtungen.

Von **W. Bönner S. J.** (Charlottenlund, Dänemark).

(Mit einer Tafel.)

Die Woche nach Neujahr 1914 brachte zum ersten Male starken Frost ohne vorausgehenden Schneefall. Es war mir somit Gelegenheit gegeben, die geplanten[1]) Untersuchungen betreffs der Überwinterung von *Formica picea* in Angriff zu nehmen. Wenn diese Ameise überhaupt das Moor im Winter verließ, musste sie jetzt ausgewandert sein, überwinterte sie aber im Moor, so bot die gefrorene Sphagnumdecke die einzige Möglichkeit, in dieser Jahreszeit zu ihr vorzudringen.

Am 10. Januar begann ich meine Untersuchungen. Es herrschte 7° C Kälte. Nachts sank die Temperatur bis — 10° C. Auf den Straßen lag noch hier und da festgetretener Schnee vom Dezember; das Moor aber war schneefrei und die *picea*-Nester also leicht zu finden.

Bevor ich die einzelnen Nester untersuchte, stellte ich fest, dass die Sphagnumdecke 12—15 cm tief gefroren war. Der Wasserspiegel lag 17—20 cm tief. Die Temperatur innerhalb des gefrorenen Sphagnums war Null. Die unmittelbar darunter liegende unge-

1) Siehe *Formica fusca picea*, eine Moorameise. Biol. Centralbl., Heft 1, 1914.

frorene Schicht sowie das Wasser zeigten + 2° C. Damit stimmen die Messungen J. Steenstrup's[2]) überein, der mehrmals die Temperaturen unterhalb gefrorener Moorschichten gemessen hat und sie niemals unter + 2° C fand.

Ich suchte die Ameisen zuerst in der erwähnten ungefrorenen Moorschicht zwischen dem Wasserspiegel und der gefrorenen Sphagnumdecke. Die Untersuchung war leicht; ich brauchte die Nester nur ringsum loszuschneiden und abzuheben; aber ich suchte vergebens. Ich begann nun eines der größeren Nester freizulegen und seiner ganzen Ausdehnung nach in schmale Scheiben auseinander zu schneiden, die ich dann einzeln nach Ameisen und anderen Insekten untersuchte. In einem der mittleren Gänge des gefrorenen Nestes traf ich auf Ameisen (s. Fig. 1). Ungefähr 100 Arbeiterinnen saßen dicht gedrängt um 2 Königinnen. Alle Wände des Ganges wie des ganzen Nestes waren weiß von auskristallisierten Eisnadeln und so hart, dass sie wie Glas zersplitterten. An den Ameisen waren die Exkremente und andere Eispartikel festgefroren. Die Bewohner des Nestes blieben trotz der Erhellung und obgleich ich die Nestteile eine Stunde weit transportierte, um sie zu Hause zu photographieren, an der gleichen Stelle sitzen. Sie waren aber keineswegs steif gefroren oder auch nur erstarrt, sondern geschmeidig wie gewöhnlich. Nicht selten bewegten sie Beine oder Fühler. Im warmen Zimmer erholten sie sich nach einigen Stunden völlig und kletterten mit gewohnter Lebhaftigkeit im Beobachtungsnest umher. Im Moor untersuchte ich noch eine Anzahl Nester; in allen, die eine vollständige Durchsuchung gestatteten, fand ich die Ameisen in einem der Gänge eingefroren. Meist saßen sie etwas unterhalb oder in der Mitte des Nestes. Sie waren also bei der allmählich eindringenden Kälte nicht einmal in die tiefer liegenden Moorschichten, von denen die unterste sogar noch ungefroren war und + 2° C zeigte, hinabgestiegen. Bei einigen besonders großen und alten Nestern war das Baumaterial so zusammengefroren, dass es mir mit dem Werkzeug, das ich bei mir führte, unmöglich war, die Masse zu zertrümmern. Nur in solchen Nestern fand ich die Ameisen nicht.

Die Widerstandsfähigkeit von *Formica picea* gegenüber der Kälte erfährt eine interessante Erläuterung durch eine Beobachtung, die mein Freund J. Wolfisberg (Kopenhagen) machte. Er hatte ein Beobachtungsnest der Moorameise nach der von mir angegebenen Art und Weise eingerichtet und im Dachgarten seiner Wohnung frei aufgestellt. Unverhofft eintretende Kälte ließ das ganze Nest zu einem Eisklumpen zusammenfrieren, der durch seine Ausdehnung das Glas

2) Amtl. Bericht d. 24. Versammlung deutsch. Naturf. und Ärzte in Kiel 1846, p. 135.

zertrümmerte. Er hielt das Nest für vernichtet und ließ es an Ort und Stelle liegen, ohne sich weiter darum zu kümmern. Wie staunte er, als er nach einigen Wochen den aufgetauten Sphagnumklumpen in die Hand nahm und die Ameisen noch munter und unbeschädigt vorfand. Leider wissen wir nicht, wie die Ameisen sich in diesem Fall während des Frostes verhalten haben, aber es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass *Formica picea*, wie es von anderen Tieren bekannt ist, ein völliges Hartfrieren und Wiederauftauen überleben kann. Der Temperaturwechsel muss nur langsam vor sich gehen, wie es ja unter den natürlichen Umständen auch der Fall ist. Das Wasser findet dann Zeit, aus den Geweben auszukristallisieren bezw. wieder in sie einzudringen, ohne sie zu zerstören. Selbstverständlich dürfen die Ameisen ebensowenig wie die Tiere, bei denen man ein schadloses Hartfrieren nachgewiesen hat, völlig vom Wasser umgeben sein, da sonst der Druck, der durch die Gefrierausdehnung des Eises entsteht, den Organismus zermalmt. Künstliche Einfrierungsversuche, die ich anstellte, blieben alle erfolglos; teils, weil es recht schwierig ist, eine genügend langsame Temperaturerniedrigung künstlich herzustellen, teils weil es nicht ausgeschlossen ist, dass die Ameisen durch die benutzten Kältemischungen (Kohlensäure oder Äther) Schaden gelitten hatten.

Im Anschluss daran möchte ich auf einige in botanischen Arbeiten niedergelegte Beobachtungen über die Überwinterung von Ameisen hinweisen, auf die mich Prof. Eug. Warming aufmerksam machte. In den Salzmarschen der Nord- und Ostseeküsten findet man eine auffällig große Anzahl Ameisenhaufen, die wegen ihrer eigentümlichen Vegetation seit langem das Interesse der Botaniker auf sich gezogen haben. Über den Einfluss, den die Ameisen hier auf die Zusammensetzung der Flora ausüben, möchte ich im Zusammenhang an anderer Stelle berichten. An dieser Stelle soll uns nur das Überwinterungs- oder genauer das Überschwemmungsproblem dieser Ameisen beschäftigen, mit um so mehr Grund, als das Überschwemmungsproblem auch für *Formica picea* von Bedeutung ist, wie wir später sehen werden.

Die Entstehung der Salzmarschen als eine Ablagerung des Meeresschlammes zur Zeit der Flut bedingt ihre geringe Höhe über dem Meeresspiegel. Die Folge davon ist, dass die Salzmarschen im Herbst und Frühling teilweise oder ganz für kürzere oder längere Zeit unter Wasser stehen. Oft ragen dann die 30—40 cm hohen Haufen von *Lasius flavus* und *Myrmica ruginodis* mit ihrem obersten Teil über die Wasserfläche heraus, und hier oben hausen dann die Ameisen; oft aber steht auch der ganze Haufen unter Wasser, und dann leben die Ameisen in der Tiefe des Baues. Die Überschwemmung der Ameisen ist auf Fanö von Warming[3]), auf Langeoog

3) Dansk Planteväkst, Bd. 1, p. 254. Dort findet man auch die übrige Literatur.

von Buchenau, auf Amager von E. H. Ostenfeld und mir beobachtet worden. Die Ameisen werden von den Fluten nicht getötet. Diese Tatsache ist in jedem Falle merkwürdig. Die Bewohner von Langeoog erzählten Buchenau[4]), die gelben Ameisen (*Lasius flavus*) konstruierten im Herbst eine etwa eigroße und sehr harte Hülle, in der sie den Winter überdauerten. Diese Hülle sei wasserdicht und bewahre die Tiere vor Berührung mit dem Seewasser. Buchenau bat im November 1874 einen Bewohner von Langeoog um Zusendung einiger solcher Gebilde. Er erhielt nur das Stück eines Ameisennestes, aber absolut nichts, was einer Hülle, einem Gespinst oder dergl. entsprochen hätte. Die erdige Sandmasse, die man ihm zusandte, war von zahlreichen Gängen durchsetzt, in denen einige Ameisen umherliefen. In der Mitte befanden sich Höhlungen, in welchen die Ameisen massenhaft beisammen waren; auch diese Tiere waren munter. Einige Höhlungen waren mit Puppen sehr verschiedener Entwickelungsstadien angefüllt. Soviel Buchenau's Mitteilungen. Genaueres kann ich leider auch nicht angeben; ich wollte nur auf diese zerstreuten Beobachtungen hinweisen und kehre zu *Formica picea* zurück.

Die gefrorenen Sphagnumnester ließen einen klaren Einblick in ihre Bauart gewinnen. Die weiße Sphagnumkuppel, die ich früher als Sonnendach bezeichnete, ist äußerst leicht gebaut und hat kaum die Dicke eines Löschpapiers. Sie ist trocken, luftgefüllt und deshalb weiß; ihr Zweck ist offenbar, vor direktem Sonnenlicht zu schützen und doch eine völlige Durchwärmung der obersten Nestkammer zu ermöglichen. Gegen direkte Bestrahlung ist *picea* sehr empfindlich: und zwar sind es die Wärmestrahlen, die sie genieren, wie aus folgendem Versuch hervorgeht. Ein kleines Beobachtungsnest, das 2 Königinnen und ein Dutzend Arbeiterinnen enthielt, wurde ca. 20 cm unter den Kohlenspitzen einer elektrischen Bogenlampe von 500 Kerzen Lichtstärke aufgestellt, deren Strahlen noch durch eine Sammellinse konzentriert wurden. Bei Schluss des Lichtkreises musste das Lichtbündel unmittelbar auf die Ameisengruppe fallen ohne dass sie durch die geringste Erschütterung gestört worden wäre. Ich konnte somit die ausschließliche Wirkung der Belichtung studieren. Obgleich das Licht nach dem Einschalten mit blendender Fülle die Ameisen überflutete, so dass eine Beobachtung ohne Schutzbrille kaum möglich war, zeigten diese auch nicht mit dem geringsten Fühlerzucken eine Wahrnehmung des Lichtes; es war als ob sie blind wären. Nach 20—30 Sekunden wurden die Fühlerbewegungen lebhafter zum Zeichen einer behaglichen Stimmung; nach 40 Sekunden wurden die Bewegungen unruhiger und hastiger und nach 50—60 Sekunden seit Einschalten des Stromes verließen alle in eiliger Flucht, die Königinnen voran,

4) Abh. Naturw. Vereins Bremen IV, p. 215, Nachtrag p. 276.

den Lichtkreis. In den unbeleuchteten Nestteilen angelangt, waren sie bald wieder ruhig; einzelne, die sich beim Umherlaufen dem Lichtkreis näherten, fuhren plötzlich gleichsam von Schmerz durchzuckt zurück, wenn sie mit einem Körperteil in den Lichtkreis geraten waren. Eine Anzahl, die nicht aus dem Lichtkreis entfliehen konnten, lagen bald mit zitternden Gliedmaßen verendend am Boden. Die Temperatur innerhalb des Lichtkreises war gegen Ende des Versuches auf 37° C gestiegen; die Flucht der Ameisen fand bei 26—28° C statt. Bei einem weiteren Versuch, der den natürlichen Bedingungen besser entsprach, ließ ich das Licht aus ca. 15 cm Entfernung direkt auf die Sphagnumdecke eines Beobachtungsnestes fallen. Obgleich die Wärmewirkung das im Torf enthaltene Wasser zum Verdampfen brachte, wurden die Ameisen, die wenige Zentimenter tiefer hausten, kaum gestört. Eine Anzahl Exemplare, die oben auf dem Sphagnum herumliefen, verhielten sich gegenüber der direkten Wärme ebenso, wie die Ameisen des ersten Versuches: sobald sie in den Lichtkreis gerieten, stürzten sie auf demselben Wege, auf dem sie hineingekommen waren, wieder hinaus. Im natürlichen Nest schützt das Sonnendach vor den direkten Wärmestrahlen; die Temperatur wird aber selbst in der obersten Kammer nicht unerträglich werden, da ja schon der Boden und die Wände dieser obersten Etage mit Wasser getränkt sind, das durch seine Verdunstung die Temperatur herabsetzt und durch die bekannte Kapillarwirkung des Sphagnumtorfes immer wieder ersetzt wird. Das Endresultat ist also jene den Ameisen überaus angenehme feucht-warme Treibhausluft. So weit über die Nestkuppel.

Die übrigen Wandungen des Nestes (s. Fig. 2 und 3) sind 2—5 mm dick und bilden ein System von ziemlich deutlich etagenförmig angeordneten Gängen. Nur in den unteren Partien findet man zuweilen größere Kammern. Als Stütze des Baues dienen vor allem die ungemein festen Oxycoccusstengel. Schon bei den Untersuchungen des Moores im vorigen Sommer war mir die Festigkeit besonders älterer Bauten aufgefallen. Sie sind bedeutend stärker als die umgebende Sphagnumdecke. Die kleinen Moospartikel sind so eng zusammengepackt, dass das aus ihnen bestehende Baumaterial härter und solider wird als der gepresste Torf, den man als Belag von Insektenkasten verwendet. Die Nester scheinen mir vielmehr in das lebende Sphagnum hineingebaut als aus ihm herausgegraben zu sein, in dem Sinne, dass die Ameisen Nestmaterial zum Bau zusammentragen und nicht aus ihm heraustragen. Auf das Hineintragen grüner Sphagnumspitzen werde ich später noch zu sprechen kommen. Nach Adlerz [5]) sind die Nester

5) Arkiv för Zoologi v. 8, p. 1, 1914. *Formica fusca-picea* Nyl., en torfmossarnas myra. Diese Abhandlung ist auch an den übrigen Stellen gemeint, wenn nichts Besonderes angegeben ist.

ausgegraben und das ausgegrabene Material zum Bau der Nestkuppel verwandt worden. Jedoch übersteigt die Sphagnummasse, die innerhalb eines Nestes auf einem bestimmten Raum angehäuft ist, sicherlich die Sphagnummasse, die das Sphagnum selbstätig auf einem gleichgroßen Raum anhäuft. Dieser Unterschied ist wohl nur durch die Annahme erklärbar, dass die Ameisen Material zum Bau oder zu anderen Zwecken herbeitragen. Vielleicht ist es noch am besten, wenn man sagt, es handle sich weder um ein einfaches Ausgraben noch ein einfaches Aufbauen, sondern um ein Umbauen der lockeren Sphagnummasse zu einem festen Nest, wobei kaum ein Sphagnumblättchen auf seinem ursprünglichen Platz bleibt und auch neue Moosfragmente herbeigeschafft werden.

Über die Entwickelungsstadien der Nester kann ich folgendes mitteilen. Mehrmals fand ich Nester an Stellen, wo jede Spur von einem Kuppelbau fehlte. Diese Nester waren sehr volkarm und hatten weder Larven noch Puppen. Ich vermute deshalb in diesen Nestern junge Niederlassungen; ganz unter den gleichen Umständen fand ich im Moor eine aus einem Dutzend Arbeiterinnen und einer toten Königin bestehende *Myrmica laevinodis*-Kolonie. Wenn die Nester Brut hatten, fand ich sie stets mit einer Kuppel überwölbt[6]). Durch diesen Bau gehen die Sphagnumpflanzen, soweit sie nicht schon von den Ameisen abgebissen sind, zugrunde; Oxycoccus palustris, Eriophorum vaginatum, Empetrum nigrum und Calluna vulgaris, die für das Lyngbymoor charakteristisch sind, wachsen ungestört weiter und geben dem Bau einen Teil seiner Festigkeit. Indem diese Pflanzen die Kuppel allmählich überwuchern, entziehen sie sie den Blicken. Die alten, großen Nester werden deshalb gerade durch das Vorherrschen der genannten Phanerogamen verraten.

*Formica picea* scheint ihre Wohnung sehr leicht zu verlegen. Alle Nester, die ich, wenn auch nur ganz oberflächlich, störte, fand ich stets beim nächsten Besuche verlassen. Dazu stimmt die Angabe Sahlberg's, er habe die gemischte Kolonie *sanguinea-picea* nicht wiederfinden können; sie war wohl ausgewandert. Diese Eigentümlichkeit hängt bei *picea* vielleicht mit den anspruchslosen Forderungen zusammen, die sie an einen Wohnort stellt. An jeder Stelle der Sphagnumdecke findet sie sie vollauf befriedigt, und mit wenig Arbeit ist das Heim notdürftig hergestellt. Vielleicht gelten ähnliche Gesichtspunkte auch für andere Ameisen z. B. baut *Tapinoma erraticum*, die, wie der Name sagt, sehr häufig wechselt, ganz kunstlose und oberflächliche Nester in Erdhäufchen oder unter Steinen, während *Lasius fuliginosus*, der wohl am schwersten aus seinem Bau zu vertreiben ist, das kunstvollste Nest unter unseren einheimischen Ameisen verfertigt. Auch folgende Beobachtung

6) Vgl. die unten angeführten Beobachtungen von Kuhlgatz.

beweist noch, wie leicht *picea* auswandert. Eine ganze Anzahl von Nestern, die ich zu Hause untersucht hatte, wurden mit allem Inhalt an einer feuchten Stelle zwischen Moos und Irisstengeln ausgeschüttet. Ich setzte noch einige Königinnen zu dem Haufen und sah dann, wie die Ameisen in den nächsten Tagen ein Nest einrichteten. Wochenlang konnte ich sie auf den Irisblättern herumlaufen sehen. Seitdem ich aber das Nest geöffnet habe, um zu erfahren, wie sie sich den neuen Verhältnissen angepasst hatten, sind alle spurlos verschwunden. Es handelte sich um mehrere tausend Ameisen. In diesem Falle lag aber die nächste Sumpfgegend wohl einen Kilometer entfernt.

Ich fand die Nester mehrmals gegen den Wasserspiegel hin durch eine 1—2 cm dicke Schicht aus Sphagnumfragmenten abgegrenzt; besonders war das bei alten Nestern der Fall. Nach Adlerz' Beobachtungen setzten sich die Gänge des Nestes unter dem Wasserspiegel fort, ja die Ameisen suchten sogar auf der Flucht vor dem Verfolger unter dem Wasser ihr Versteck, wo sie sich noch festbissen, um nicht in die Höhe getrieben zu werden. Nach einigen Minuten kamen sie dann wieder zum Vorschein und versteckten sich in Nestteilen über dem Wasserspiegel. Adlerz vermutet, es liege hier eine ziemlich weit fortgeschrittene Anpassung an das feuchte Element vor. In dieser Ansicht wurde er bestärkt durch einige einfache Versuche. Von fünf *picea* nämlich, die er 24 Stunden unter Wasser setzte, bestanden zwei die Wasserprobe, indem eine völlig gesund, die andere nur mit einem kleinen Rest von Leben davonkam. Ich wiederholte das Experiment mit *picea*. Nach 24 Stunden entnahm ich die Ameisen dem Wasser; nach weiteren 24 Stunden waren alle wieder zum normalen Leben zurückgekehrt, so dass ich sie wieder zu ihren Kameraden ins Beobachtungsnest setzen konnte. Um zu entscheiden, ob es sich wirklich um eine Anpassung ans Wasserleben handelt, die *Formica picea* eigentümlich ist, machte ich einen Gegenversuch mit *Lasius flavus*, die ich aus ihrem Winterquartier ausgrub. Ich ließ ihnen im warmen Zimmer Zeit, sich etwas zu erholen und unterwarf dann ebenfalls fünf Exemplare dem Versuch. Nach 10 Stunden Aufenthalt unter Wasser entnahm ich zwei dem Gefäß; 3 Stunden später waren sie wieder völlig munter. Die drei übrigen blieben 20 Stunden unter Wasser, wo ein Sieb den Auftrieb verhinderte. Abends befreite ich sie aus ihrem feuchten Gefängnis; am folgenden Morgen liefen auch sie umher ohne ein Zeichen irgendwelcher Beschädigung. Einen Tag später fand ich zwar alle fünf tot, wahrscheinlich aber nur, weil ich vergessen hatte, sie aus einem kleinen, fest verschlossenen, trockenen Glasröhrchen herauszunehmen. Wegen Mangel an Versuchsmaterial kann ich augenblicklich nicht entscheiden, inwieweit diese Beobachtungen von anderen Ameisen

gelten[7]); sicher aber kann man diese Tatsache kaum als einen Grund für eine besondere Anpassung von *Formica picea* ans Wasserleben anführen. Höchst interessant wäre es, wenn sich die freiwillige Flucht unter das Wasser bei *Formica picea* bestätigte. Jedoch glaube ich, dass bis jetzt noch eine einfachere Erklärung möglich ist. Das Benehmen der Ameisen, die im Beobachtungsnest unter das Wasser gerieten, machte mich stutzig. Da diese Nester einige Centimeter hoch mit Wasser gefüllt sind, ist es sehr leicht, Ameisen, die sich in den untersten Gängen des Nestes befinden, unter das Wasser zu bringen: man braucht das Glas nur schief zu halten. Bei diesen Versuchen beobachtete ich, wie die betreffenden Ameisen in sichtbarer Unruhe und ohne jede Orientierung in Nestteilen, die ihnen völlig bekannt waren, umherirrten. Den Körper dicht an die Unterlage gepresst, um nicht durch den Auftrieb des Wassers losgerissen zu werden, krochen sie, mit den Fühlern unruhig umhertastend, langsam durch die Gänge, um oft, wenn sie dicht unter dem Wasserspiegel angelangt waren, wieder ins tiefere Wasser zurückzukehren. Nach 2—3 Minuten verloren sie das Bewusstsein. Der Mangel an Orientierung lässt sich durch das Versagen der topochemischen Wahrnehmungsorgane der Ameisen erklären, die unter Wasser ihren Zweck wohl nicht mehr erfüllen können. Liefen die Ameisen nach Adlerz' Beobachtungen dennoch ins Wasser, so möchte ich dafür die „kopflose Angst" verantwortlich machen. Nach einer brieflichen Mitteilung glaubt Adlerz, dass er die Nester zufällig bei sehr hohem Wasserstand getroffen habe, und dass deshalb das Wasser in die unteren Nestgänge eingedrungen sei. Es ist nicht einmal notwendig, dies anzunehmen, um zu erklären, weshalb einzelne Gänge unter den Wasserspiegel führten. Wenn man im Moor vor einem Neste steht, um es zu untersuchen, so ist durch die Körperschwere die ganze Sphagnumdecke im Umkreis von einem Meter 5—10 cm, wenn das Moor sehr schwankend ist noch mehr, herabgedrückt. Infolgedessen werden die untersten Nestpartien leicht unter Wasser gesetzt. Wie dem aber auch sein mag, ich glaube, wir müssen annehmen, dass die Ameisennester im normalen Zustand völlig über dem Wasser liegen. Eine Ameise, die auf einem der untersten Gänge entflieht — und hierhin entfliehen die meisten — kann recht wohl, wenn der Gang zufällig unter Wasser steht, in dieses hingeraten und sich in dem Sphagnum festbeissen. Nach

7) P. Wasmann teilt mir mit, dass Arbeiterinnen von Formica-Arten, die im Zuckerwasser des Fütterungsapparates seiner Beobachtungsnester ertrunken waren und viele Stunden oder selbst einen Tag darin gelegen hatten, wieder zum Leben kamen, wenn sie in reines Wasser gelegt, damit die Stigmen nicht zukleben, und dann langsam getrocknet wurden. Königinnen von *Monomorium Pharaonis* kamen sogar nach 3 Tagen wieder zum Leben, nachdem sie unterdessen im Wasser gelegen hatten.

einiger Zeit wird sie Bemühungen machen aus dem Wasser herauszukommen, und wenn ihr das gelingt, möchte ich es eher einen Zufall nennen. Welche von beiden Erklärungen die richtige ist, möchte ich aber noch nicht entscheiden.

Die bei *Formica picea* zuerst gefundenen und beschriebenen Moornester sind für diese Ameise nicht charakteristisch, da sie weder stets noch ausschließlich bei ihr gefunden werden. [Dies bestätigt auch eine, während der stark verzögerten Drucklegung dieser Arbeit erschienene Notiz von Forel. Er fand *Formica picea* in den Torfmooren von Boche bei Yvorne. Die Ameisen bauten hier ähnlich wie die *rufa*-Arten. Auf dem Korrekturbogen beigefügt.]

Am 25. Februar fand ich eine große Anzahl der Birken, die das Lynbymoor bewachsen, abgehauen. Durch die zahlreichen 30—50 cm hohen Strünke, die zurückgeblieben waren, wurde ich auf die morschen Birkenstrünke aufmerksam, die von früheren Abholzungen herstammten. Ich begann sie zu untersuchen, und gleich der erste, den ich mit leichter Mühe abbrach, war gefüllt mit *Formica picea*. In eigroßen, ovalen Räumen saßen Hunderte von Arbeiterinnen mit einigen Königinnen. Die Ameisen waren noch in der Winterruhe und verhielten sich ziemlich ruhig. Die Kammern waren anscheinend von Käferlarven ausgehöhlt und von den Ameisen erweitert; einige engere Gänge waren nämlich noch mit Holzmehl angefüllt, wie man es als Arbeit von Käferlarven findet. Die von Ameisen bewohnten Kammern konnte man leicht erkennen; ihre Wände waren von einer schwarzen Farbe durchdrungen, die mehrere Millimeter tief ins Holz eingedrungen war, während die Kammern, die nicht von Ameisen benutzt wurden, die natürlich weißen Wände zeigten. Dieser Aufenthaltsort war von außen um so schwieriger zu erkennen, als alle Ausgänge des Nestes unten im Stamm innerhalb der Sphagnumschicht lagen, was wohl auf eine Beziehung der Ameisen zum Moore hindeutet. Unter der Rinde des gleichen Birkenstämmchens lebte eine Kolonie *Leptothorax acervorum*, die kleine Larven enthielt. Es war eine sehr kleine Form mit spärlicher Behaarung, ganz ähnlich Nylanders *Lept. muscorum*, die ja für die alten Birkenstämme in Hochmooren charakteristisch ist. Von drei weiteren Stämmen, die ich untersuchte, war wieder einer von *picea* bewohnt.

Die Moornester sind um so weniger für *picea* eigentümlich, als sie auch bei anderen Ameisen gefunden worden sind; sie scheinen ein allgemeinerer Anpassungstypus der Ameisen an das Moorleben zu sein und bilden einen neuen Beweis für die große Anpassungsfähigkeit der psychischen Begabungen der Ameisen. Aus Sahlberg's Schilderung des *sanguinea-picea*-Nestes konnte man das nicht schließen, da der Nesttypus sich häufig nach der

Sklavenart richtet. Anders liegt es bei Kuhlgatz' [8]) Beobachtungen, dessen Beschreibung ich wörtlich anführen will: „Auf einem anderen Grasbult entdecke ich zwischen aufragenden Halmen einen eigentümlichen Kuppelbau. Die nähere Betrachtung seines Details mit Hilfe der Lupe zeigt, dass der Bau aus winzigen Rudimenten von Sphagnummoos besteht. Ich nehme eine Skizze und trage dann die Kuppel vorsichtig ab. Sofort sehe ich auch hier wieder die Knotenameise (*Myrmica scabrinodis*) hausen. Die Kuppel dient den Tieren zur Pflege ihrer Brut. Eier, Larven und Puppen bedürfen zu ihrer Entwicklung viel Wärme und Sonnenschein. Aber die hohen Halme des Bultes beschatten zu sehr. So bauen die Ameisen sich ein Türmchen zur Sommerkur für ihre Nachkommenschaft. Bei bedecktem Himmel und Regenwetter tragen sie sie wieder hinunter. — In manchen Grasbulten, die ich sonst noch öffnete, fand ich andere Ameisenarten, in den Bulten überhaupt ein reiches Tierleben. Die Bulte sind als Trockeninseln in der feuchten Sphagnummatte für viele Kleintiere Wohn- und Entwickelungsstätte. Man kann sie als Zentren auffassen, aus denen immer wieder neues Leben in das Moor ausgeht." Augenscheinlich haben wir es hier mit dem gleichen Nesttypus zu tun, wie er von *picea* beschrieben ist.

Auch die Mitteilungen Kuhlgatz' über „andere Ameisen" im Moore verdienen Interesse. Die Zahl der Ameisen nämlich, die in ziemlich feuchter Umgebung oder gar im Moor gefunden wurden, ist gar nicht gering. Adlerz teilt sie nach der größeren oder geringeren Gesetzmäßigkeit, mit der sie in Sumpfgegenden auftreten, in mehrere Gruppen ein.

Gruppe 1 bilden jene, die nur ausnahmsweise auf feuchtem Boden getroffen werden; wahrscheinlich wurden die Weibchen nach dem Paarungsflug dorthin verschlagen, es gelang ihnen aber, sich allein oder mit fremder Hilfe in den neuen Verhältnissen zurecht zu finden. Hierhin gehören nach Adlerz: *Formica sanguinea*, *Form. fusca*, *Camponotus herculeaneus*, *Lasius niger*, *Leptothorax acervorum* und *Harpagoxenus sublaevis*. Für *sanguinea* sind diese Angaben durch Sahlberg und vielleicht auch durch Bondroit bestätigt. Nach mündlicher Mitteilung fand Mag. Henriksen *Formica fusca* und *Lasius mixtus* in einem Sphagnummoore. Im gleichen Moor fand er in quartären Schichten *Tetramorium caespitum* und *Myrmica scabrinodis*, welch letztere Adlerz aber der folgenden Gruppe zuteilt. Ich selbst fand, wie oben schon gesagt, ebenfalls *Leptothorax acervorum* und außerdem *Lasius niger* im Moor.

Gruppe 2 umfasst nach Adlerz *Formica exsecta*, *Myrmica scabrinodis*, *ruginodis* und *laerinodis*, man findet sie nach ihm zwar auf

8) 32. Bericht des Westpreußischen Botanisch-Zoologischen Vereins. Danzig 1910, p. 80.

trockenem Boden, jedoch meistens und am zahlreichsten in Sümpfen und feuchten Örtlichkeiten. Für *ruginodis*, *laevinodis* und *exsecta* ist das bekannt, für *scabrinodis* jedoch überraschend, da ihr bisher immer eine Vorliebe für trockene, ja dürre und sandige Stellen zugeschrieben wurde. Doch fanden Kuhlgatz und Henrichsen sie ebenfalls in Mooren.

Gruppe 3 bildet *Formica suecica* Adl., die ausschließlich in der Nähe von Sümpfen oder wenigstens von Wasser vorkommt, jedoch keine besondere Anpassung erkennen läßt.

Gruppe 4 stellt *Formica picea*, die sich „anscheinend vollständig für das Leben im Hochmoor angepasst hat, in dem ich sie bisher nur angetroffen habe" (Adlerz).

Diese letzte Bemerkung von Adlerz gibt mir Gelegenheit, etwas auf die Verbreitung von *Form. picea* einzugehen. Die Vermutung, dass bei manchen in der Literatur angeführten Fundorten für *gagates* eine Verwechslung mit *picea* vorliegt, hat in den meisten Fällen eine Bestätigung gefunden. Für England war eine Revision der Angaben Saunder's bereits von Donisthorpe[9]) im vorigen Jahre durchgeführt. Von ihm und anderen wurde *picea* unter gleichen Umständen im New Forest gefunden. Adlerz[10]) publizierte gleichzeitig mit mir und unter demselben Titel eine Arbeit über *picea*, die große Übereinstimmung mit der meinigen zeigt. Er fand die Ameisen in Sphagnummooren des mittleren Schweden bei Borgsjö, Liden und Alnö. Nach einer brieflichen Mitteilung beziehen sich seine früheren Augaben über *gagates* bei Kongsvold in Norwegen auf *Formica picea*. Dagegen sind die Ameisen, die er auf Öland fand und als *gagates* bezeichnete, keine *picea*, sondern müssen als eine *gagates*-ähnliche *fusca*-Form angesehen werden wie die *fusco-gagates*-Varietät, die Forel aufstellte. Adlerz fand diese Ameisen auch nicht in Mooren, sondern auf trockenem Boden. Im nördlichen Osteobottnien — nebenbei bemerkt wohl dem nördlichsten Fundort für Ameisen, fast unter dem Polarkreis! — wo Nylander *picea* schon gefunden hatte, hat sie neuerdings Räsänen[11]) wiedergefunden, aber als *gagates* bestimmt. Die Vermutung, die Emery 1909 aussprach, nämlich dass *picea* wohl bis nach Ostasien und China verbreitet sei, hat eine interessante Bestätigung gefunden, indem Forel[12]) unter dem Material, das ihm von der Insel Formosa zugesandt wurde, eine Varietät von *Formica picea* fand, der er den Namen *v. formosae* gab. Dieser Fundort ist auch insofern auffällig, als die Fauna der Insel haupt-

9) The Entomologist's Record v. 25 p. 67—68, Myrmecophilous notes for 1912.

10) l. c. oben S. 69 Anm. 5.

11) Meddelanden af Soc. pro Fauna et Flora fennica v. 38 p. 52 (finnisch mit schwedischem Resumé).

12) Arch. für Naturgeschichte v. 79, 1913, Heft 6, p. 201.

sächlich malaischen Charakter trägt, *picea r. formosae* also (mit einigen anderen Arten) als ein paläarktischer Überläufer zu betrachten ist. Leider fehlen noch biologische Angaben, so dass wir nicht wissen, ob diese Varietät auch an Moore gebunden ist.

Zum Schlusse möchte ich noch die Aufmerksamkeit auf einige Punkte lenken, über die ich keine Klarheit gewinnen konnte. Adlerz fand in dem Sphagnummaterial der *picea*-Nester Pilzhyphen, die nach seiner Ansicht zur Festigkeit des Baues beitragen oder auch den Ameisen zur Nahrung dienen können und deshalb vielleicht von ihnen kultiviert werden, wie es von anderen Ameisen bekannt ist. Ähnliche oder sogar die gleichen Pilzbildungen waren mir auch aufgefallen. Ich hielt sie für die bei den Ericaceen, Empetraceen und vielen Humusbewohnern häufigen Mykorrhizabildungen, und Genaueres habe ich auch bis jetzt noch nicht feststellen können.

In Nestern, die ich im Moor untersuchte, fand ich mehrmals grüne Stengelspitzen von Sphagnum, die eben abgerissen zu sein schienen, an Stellen, wohin sie unmöglich von selbst kommen konnten. Ganz das gleiche beobachtete ich in künstlichen Nestern Ich kann das nur durch die Annahme erklären, dass die Ameisen diese Moosfragmente losgerissen und ins Nest geschleppt hatten; jedoch habe ich nie eine Ameise solch einen frischen Sphagnumteil tragen gesehen. Vielleicht steht diese Beobachtung in Beziehung zu den Pilzhyphen.

Ähnlich ging es mir mit einem eigentümlichen Dimorphismus der Arbeiterinnen von *Formica picea.* Bei Untersuchungen der Nester in der freien Natur fielen mir die zwei Typen zuerst als hellere und dunklere Exemplare auf, die ungefähr in gleicher Anzahl vorhanden waren. Da es Januar war, konnten es schwerlich unausgefärbte Exemplare sein. Im Beobachtungsnest sah ich dann, dass die hellen, fast grauen Individuen meist 1—2 mm größer waren als die tiefschwarzen; der Hinterleib war unverhältnismäßig größer. Zu diesen morphologischen Unterschieden lernte ich biologische kennen. Die großen Individuen sitzen meistens im Innern des Nestes in Klumpen zusammen, die kleinen Individuen sind oben auf dem Neste oder ordnen das Nest. Bei Störung des Nestes fliehen die großen Exemplare nach unten, die kleinen stürzen zur Verteidigung heraus. Dies fiel mir besonders auf, als ich einmal das Nest unvorsichtig öffnete und mir die Ameisen wütend entgegen kamen. Ehe ich geschlossen hatte, waren 26 herausgelaufen, ich fing sie ein; es waren alles kleine schwarze Exemplare, was unmöglich Zufall sein konnte. Der letzte Umstand erklärt auch, warum einem beim Öffnen eines Nestes in freier Natur zuerst nur die kleinen schwarzen auffallen, so dass man sie auf den ersten Blick mit großen *Lasius niger* verwechseln kann, wie ich früher schrieb. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einer

Fig. 1.
Gefrorenes Nest von F. picea senkrecht durchgeschnitten ($^3/_4$). Rechts etwas unter der Mitte die Ameisen.

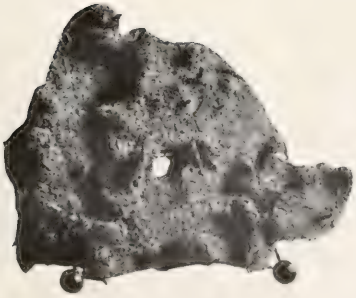


Fig. 2.
Stück aus dem Innern eines Nestes von F. picea. Von oben gesehen. (Etwas vergrößert.)

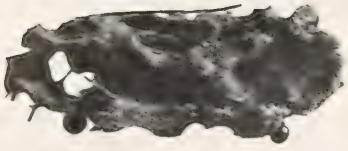


Fig. 3.
Das gleiche Stück wie Fig. 2, aber von der Seite gesehen. (Etwas vergrößert.)

gynäkoiden Arbeiterform zu tun, wie sie Wasmann[13]) schon bei *Formica sanguinea*, *Formica rufibarbis* und *Polyergus rufescens* beobachtet hat. Auch dort bildeten sie die obere Grenze der Arbeitergröße, waren heller und fielen durch die Größe des Hinterleibes auf. Merkwürdig scheint mir nur ihre große Anzahl; sie bilden — wenigstens in dem Beobachtungsnest, mit dem ich augenblicklich arbeite —, gut die Hälfte der Arbeiterinnen. Auch konnte ich bisher nicht entscheiden, ob die vorhandenen zahlreichen Eier von den Königinnen allein oder auch von ihnen stammen. Das alles wird sich aber leicht durch Experimente klarstellen lassen. Adlerz bemerkte auch, dass die Arbeiterinnen, die in den tieferen Teilen des Baues waren, einen auffallend stark angeschwollenen Hinterleib hatten, der die helleren Ligamente der Hinterleibsringe deutlich durchscheinen ließ. Er benutzt diese Tatsache zur Stütze seiner Hypothese, dass die Ameisen von den erwähnten Pilzhyphen, die sich vor allem in den unteren Teilen des Nestes finden, leben.

**Erklärung der Abbildungen.**

Fig. 1. Gefrorenes Nest von *F. picea* senkrecht durchschnitten ($^3/_4$). Rechts etwas unter der Mitte die Ameisen.

Fig. 2. Stück aus dem Inneren eines Nestes von *F. picea*. Von oben gesehen (etwas vergrößert).

Fig. 3. Das gleiche Stück wie in Fig. 2, aber von der Seite gesehen (etwas vergrößert).

## Zur Frage des Melanismus bei Eidechsen aus der Lacerta muralis-Gruppe.

Von **Robert Mertens**, Leipzig.

Die im Jahre 1872 von Theodor Eimer entdeckte und als *Lacerta muralis coerulea* beschriebene Eidechse erregte sofort wegen ihres Farbenkleides größtes Interesse im Kreise der Zoologen. Während man zu der Zeit nur braune oder grüne Mauereidechsen kannte, war diese auf dem steilen (äußersten) Faraglionifelsen bei Capri beheimatete Eidechse von auffallend schwarzblauer Färbung. Nach und nach lernte man noch drei weitere schwarze (resp. schwarzblaue) Formen der Mauereidechse kennen; alle sind sie Inselbewohner. Außer der eben erwähnten *Lacerta coerulea* Eimer (= *faraglionensis* Bedriaga) sind es noch die *Lacerta lilfordi* var. *typica* Günther von den Balearen, die *Lacerta melissellensis* Braun von einigen dalmatinischen Felseninseln (z. B. Melissello) und die *Lacerta filfolensis* Bedriaga vom Filfolafelsen bei Malta.

Es ist klar, dass diese schwarzen Formen sofort Anlass zu vielen Untersuchungen gaben, um Grund und Ursache dieses merk-

13) Biol. Centralbl. v. 15, 1895, p. 606; ferner: Ameisenarbeiterinnen als Ersatzköniginnen (Mitt. Schweizer Ent. Ges. XI, 1905, Heft 2), und Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg III. Teil 1909.

würdigen Melanismus zu erforschen. Allein keine einzige Hypothese konnte genügen. Inzucht, durch Isolation bedingt, konnte den Melanismus nicht fördern, denn sonst wären auch die noch viel weiter im Meere gelegenen Gallifelsen von solchen schwarzblauen Tieren bevölkert; dortige Tiere sind nach Eimer und meinen persönlichen Erfahrungen grün, nur die Bauchseite zeigt einige Verdunkelung (statt weißgrau); auch die Bauchrandschilder sind größer und intensiver blau gefärbt. Das Klima konnte auch nicht die Ursache des Melanismus sein, denn auf dem nur 150 m entfernten Capri, wo klimatische Verhältnisse doch die gleichen sein müssen, kommen nur grüne oder grünlichbraune *muralis*- oder richtiger *serpa*-Echsen vor. Dass den Eidechsen auf dem Faraglioni irgendwelche Nahrung zu Gebote steht, die den Melanismus zur Folge hat, ist kaum anzunehmen, denn Eimer, der Arthropoden, die ja in erster Linie die Nahrung unserer Echsen darstellen, vom Faraglionifelsen bekam, erkannte darunter nichts Auffallendes. Andererseits kann auch einseitige Nahrung das Dunkelwerden nicht bedingen, denn sonst würden wir in unseren Terrarien, wo viele Eidechsen meist auf einseitige Beköstigung mit Mehlwürmern angewiesen sind, schon längst solches wahrgenommen haben. Dass auch ferner, wie es Eimer annimmt, die Faraglionieidechsen durch ihre schwarze Färbung, Schatten und Risse auf hellem Gestein imitieren, d. h., es also sich hier um weiter nichts als eine Schutzfärbung handelt, braucht wohl nicht erwähnt zu werden, denn was für Feinde sollten die Eidechsen auf steilem, auch dem Menschen fast unzugänglichen Felsen haben? Eimer erwähnt die Möven, doch nie habe ich solche Echsen fangen sehen, da sie doch in erster Linie Fischfresser sind. Wenn aber auch wirklich die Eidechsen in den Möven einen schlimmen Feind hätten, so wären auch Echsen auf anderen Faraglionifelsen ebenfalls schwarzblau.

Das Problem wurde noch schwieriger, als man Lacerten vom Monacone und den Gallifelsen mit berücksichtigte. Hier sind Eidechsen zu finden mit mehr oder weniger Andeutung an das Dunkelwerden der Färbung. Was konnte nun diese Schwarzfärbung bedingen? Auf ganz Capri treffen wir nur grüne und braune Lacerten an, auf dem nur wenige Meter entfernten Felsen plötzlich dunkelschwarzblaue; auf anderen Felsen bei Capri finden wir, was um so merkwürdiger ist, wiederum gewöhnliche oder nur etwas dunkler gefärbte Formen. Nicht als ob es sich auf dem einen Faraglionifelsen etwa um eine neue Art handelte — im Gegenteil, weder im Habitus, noch in Beschuppung oder Beschilderung finden wir eine Differenzierung von den gewöhnlichen Eidechsen.

Das heisst nun aber, die Lösung dieses interessanten Problems muss auf einem anderen Wege versucht werden. Wenn wir uns nämlich die Schwarzfärbung der Faraglioniechse nicht sekundär,

wie man es jetzt allgemein tut, sondern primär vorstellen, so müssen wir auch die relativ dunkleren Galli- und Monaconeechsen nicht als Formen auffassen, die im Begriff sind, dunkler zu werden, sondern die einstmal dunkel waren und jetzt heller werden. Mit anderen Worten, dieses läuft darauf hinaus, dass vor Jahrtausenden in Europa Eidechsen lebten, welche alle ähnlich wie die jetzige schwarzblaue *coerulea* gefärbt waren. Was nun diese ursprüngliche Färbung bedingte, ist ja schließlich Nebensache, doch bin ich der Annahme, dass es das Bedürfnis sich zu sonnen war, das den überaus wärmeliebenden Lacerten die Schwarzfärbung verlieh, um die Sonnenstrahlen besser absorbieren zu können. Diese Einrichtung ist auch jetzt noch bei allen Lacerten durch die Schwarzfärbung der Mesenterien erhalten. Nun musste diese auffallende Schwarzfärbung der Oberseite den Eidechsen wohl für die Aufnahme der dem regeren Stoffwechsel notwendigen Wärme von großem Nutzen sein, konnte sie jedoch nicht in genügendem Maße vor ihren Feinden schützen. Es bildete sich also nach und nach eine grünliche Färbung mit dunklerer netz- oder streifenartigen Zeichnung, die ja den Grasboden, Gestrüpp, Steine etc., auf dem die Eidechsen leben, im höchsten Maße nachahmt. Dieses ist nun die Färbung der jetzigen italienischen Lacerten. Noch zu der Zeit, wo alle Eidechsen dunkel gefärbt waren, musste der Faraglionifelsen, der früher zweifellos mit Capri in Verbindung stand, sich losgelöst haben und den schwarzen Lacerten, die dort absolut keine Feinde haben können und darum auch keine Änderung in der Färbung erfuhren, blieb nun ihr Urkleid erhalten. Bemerken möchte ich auch, dass dieser Felsen durch seine Steilheit fast ganz unzugänglich ist. Dass auch Eidechsen dort beim Anblick des Menschen sich gänzlich furchtlos verhalten, berichtet auch Eimer. Ich kann dasselbe aus eigener Erfahrung nach vielen in meinem Besitze befindlichen Tieren bestätigen. Alle anderen Felsen, wie z. B. der Monacone und die Galliinseln werden von Fischern, die letzteren sogar regelmäßig von Wachteljägern besucht. In alter Zeit waren da auch Bauwerke errichtet, was jetzt die dort befindlichen Ruinen beweisen. Die Eidechsen, die auf diese Weise mit dem wenig tierfreundlichen Menschen bekannt geworden sind, sind jetzt im Begriffe, ihre Färbung zu ändern, also Schutzfärbung anzunehmen; d. h. heller zu werden. Auf den Galliinseln soll auch die Zornnatter (*Zamenis gemonensis*), bekannt als eine arge Eidechsenfeindin, vorkommen. Der blaue Axillarfleck sowie die blauen Seitenschilder wäre alles, was den jetzigen Lacerten von ihrem einstmaligen Kleide erhalten blieb. Interessant ist noch die Frage, warum wohl die Faraglionieechsen durchschnittlich größer werden als die Echsen vom Festlande. Mag der regere Stoffwechsel wegen der günstigeren Aufnahme von Wärme, die die Dunkelfärbung zur Folge hat und die

Annahme, dass sie auf dem steilen Felsen in ihrem Dasein vollständig ungestört höheres Alter erreichen mögen, diese Tatsache bedingen.

Diese Ausführungen, die natürlich nur rein hypothetisch zu nehmen sind, werden sich wohl ohne weiteres nicht nur auf die Faraglioniechsen, sondern auch auf andere melanotische Inselformen beziehen lassen. Auch auf andere *Lacerta*-Arten kann man diese Hypothese anwenden. So z. B. auf die Echsen der *Lacerta ocellata*-Gruppe, an die sich die Eidechsen der Kanarischen Insel anschließen. Es handelt sich hier um relativ große Tiere (*Lacerta ocellata*, *pater*, *tangintana*, *galloti*, *simonyi*), die untereinander im Habitus ziemlich ähnlich sind. Hier finden wir auch die auf dem Festlande beheimateten *Lacerta ocellata*, *pater*, *tangintana* durchaus grün; die die Kanaren bewohnenden *galloti* und *simonyi* sind durchweg alle dunkel (schwärzlich) gefärbt. Doch auch diese letzteren sind stark im Aufhellen begriffen. Auch noch einer Eidechse unserer heimischen Fauna sei hier gedacht. Es ist dies die rätselhafte *Lacerta nigra*, eine schwarze Varietät unserer *Lacerta vivipara*. Ich habe dieses, sowohl auf der Ober- als auch auf der Unterseite kohlschwarz gefärbte Tier bei Oberhof (Thüringen) auf ziemlich trockenem Terrain fangen können. Man war der Meinung, dass Feuchtigkeit diese eigentümliche Schwarzfärbung verursacht. Nach unseren Ausführungen können sie nichts anderes als Relikte einer ursprünglichen Eidechsenfärbung darstellen.

Wenn wir uns zum Schlusse noch den histologischen Verhältnissen der Haut der Faraglionieidechsen zuwenden, so sei vor allem bemerkt, dass die schwarzblaue Farbe der Eidechsen nicht etwa durch ein blaues Pigment bedingt wird, sondern eine Lage von schwarzen Bindegewebszellen, über der sich noch eine Schicht farbloser Epidermis befindet, die blaue Färbung in unseren Augen hervorruft. Bei den grünen Eidechsen befindet sich dagegen zwischen der schwarzen und der farblosen Schicht noch eine Schicht von gelbem Pigment, die nun den Eindruck von grün bedingt[1]). Nun sehen wir auch hier, dass die histologischen Verhältnisse der Haut bei der Faraglioniechse viel einfacher, ursprünglicher sind als bei den grünen Echsen. So müssen wir denn bei den letzteren auch die Schicht der gelben Pigmentzellen als eine sekundäre Einlagerung betrachten; erst diese bedingt die sogen. Schutzfärbung bei unseren jetzigen Echsen. Den Faraglioniechsen fehlt diese Lage der gelben Pigmentzellen noch, ihr schwarzblaues Kleid braucht diese Schutzeinrichtung nicht.

Zusätze: 1. Die in letzter Zeit vorgenommenen Untersuchungen von W. J. Schmidt haben gezeigt, dass bei den grün gefärbten

1) Vgl. Th. Eimer, Zoolog. Studien auf Capri II.

Eidechsen die grüne Farbe durch das Strukturblau der Guanophoren und das darüber gelagerte Lipochromgelb erzeugt wird. Unter diesen beiden Schichten befinden sich noch die sogen. Melanophoren, die aber am Zustandekommen des Grüns nicht beteiligt sind. Sie erzeugen die schwarze Zeichnung der Oberseite, indem an diesen Stellen die Guanophoren und das Lipochromgelb durch die Melanophoren gänzlich verdrängt werden. Bei den blauschwarzen Faraglioniechsen scheint in erster Linie der Lipochromfarbstoff zu fehlen, so dass an der Färbung nur die Guanophoren und die Melanophoren beteiligt sind.

2. Es liegt mir natürlich fern, meine Hypothese über den Melanismus als Urfarbe der Lacertiden auch auf andere Tiere beziehen zu wollen. So sind wir z. B. ziemlich sicher, dass der Melanismus bei gewissen Säugetieren (Nagetieren) als durchaus sekundär aufzufassen ist. Der Verfasser.

---

## Das Springen der Schnellkäfer, physikalisch betrachtet.

Von **Oskar Prochnow** in Berlin-Lichterfelde.

(Mit 4 Figuren.)

### I.

### Die Eigenbewegungen der Tiere und Maschinen.

**Alle Eigenbewegungen der Tiere und Maschinen sind Bewegungen durch Rückstoß** und können in zwei Gruppen eingeteilt werden:

1. in Bewegungen durch Rückstoß mit Beanspruchung des umgebenden Mediums oder in **Bewegungen durch Abstoßen von dem umgebenden Medium**,
2. in Bewegungen des ganzen Körpers infolge von beschleunigten oder gehemmten Bewegungen einzelner Teile des Körpers oder in **Bewegungen durch Selbstrückstoß.**

Zu der ersten Gruppe von Bewegungen gehören das „Schlagen“ eines Gewehrs beim Abfeuern, die Bewegung der Turbinen, das aktive Schwimmen der Lebewesen im Wasser sowie der Flug der Vögel, alle Bewegungen der auf Rädern laufenden Maschinen und schließlich unser Gehen, Laufen und Springen, — zu der zweiten Gruppe von Bewegungen gehören viele Regulierbewegungen bei lebhaften Bewegungen, unsere Hilfsbewegungen der Arme beim Springen, alle Rückdrehbewegungen des Ganzen, wenn ein Teil beschleunigt oder gehemmt wird in einer Drehung. Hierzu gehört auch die Drehbewegung beim Sprung der Elateriden, unserer Schnellkäfer, wie ich im folgenden beweisen werde.

Diese Gruppen von Eigenbewegungen mögen durch Beispiele näher beschrieben werden:

1. Wie ist es möglich, dass wir gehen? — Allgemeiner: Welches sind die physikalischen Gründe, dass sich ein Körper durch eine in seinem Innern er-

zeugte Kraft relativ zu einem andern fortbewegt? Wenn wir sagen, wir kontrahieren die Muskeln auf der Streckseite eines Beines, so dass es gehoben wird, verlegen dadurch den Schwerpunkt des ganzen Körpers etwas nach vorn, lassen den Körper auf dieses Bein fallen, dann das andere durch die Gleichgewichtslage hindurch nach vorn pendeln u. s. w., so haben wir dadurch die aufgeworfene Frage nicht physikalisch beantwortet.

Auf die Bedingungen eines Ereignisses werden wir am ehesten aufmerksam, wenn wir feststellen, wann es nicht eintritt. Ich frage daher: Unter welchen Bedingungen können wir nicht oder doch nur sehr schwer gehen. Im Sande — wird man sagen. Der Grund dafür ist der, dass wir uns dort nicht so leicht von der Erde abstoßen können. Denn zu jeder Bewegung eines Körpers durch eigene Kraft relativ zu einer Unterlage ist eine träge Masse nötig, die durch ihren Trägheitswiderstand dem sich bewegenden Körper einen Stützpunkt bietet, von dem er sich abstoßen kann. Es ist — kinetisch betrachtet — beim Gehen des Menschen nicht anders als beim Abfeuern einer Kanone: wie die Pulverladung auf Geschoss und Geschütz einwirkt und die leichtere Kugel weit nach vorn, das schwerere Geschütz ein wenig nach hinten wirft, so wirkt die „Muskelentladung“ auf den Körper des Lebewesens wie auf die Erde ein, indem sie beide auseinander treibt, das Lebewesen um Schrittlänge nach vorn und die „unendlich“ viel schwerere Erde — ich rechnete einmal aus, dass die Erde $10^{23} = 100000$ Trillionen mal so viel wiegt wie ein erwachsener Mensch — um einen unmessbar kleinen Betrag zurück.

Eine andere Bedingung des Gehens ist die Reibung zwischen unserer Stützfläche und dem Boden; denn ohne Reibung können wir den Trägheitswiderstand der Erde nicht hervorrufen, so dass wir uns nicht von ihr — oder eigentlich sie von uns — abstoßen können.

Es ist also beim Gehen wie beim Schwimmen, Fliegen u. s. w. derselbe Vorgang:

Das Tier, das sich fortbewegen will, drückt mit Teilen seines Körpers gegen die Unterlage, die Luft, das Wasser, den Erdboden. Dadurch wird der Trägheitswiderstand des Mediums hervorgerufen, das sich nicht ohne Rückwirkung auf das Tier aus der Ruhelage herausbringen lässt. Darauf aber gerade ist es abgesehen; denn der Rückstoß des Mediums ist es, der die Richtung hat, nach der „sich“ das Tier bewegen will; er ist es, der das Tier während der ganzen Dauer des Stoßes entgegen seinen Bewegungen dorthin treibt, wohin es will.

Alle Eigenbewegungen relativ zu einer Unterlage erfolgen also nach dem Prinzip von Aktion und Reaktion; das Tier führt eine Aktion aus und nutzt die dadurch hervorgerufene Reaktion.

2. Welchen Nutzen haben unsere Armbewegungen beim Springen? — Beim Schlussprung in die Höhe schleudern wir die Arme im Augenblick des Absprungs ruckartig nach vorn und besonders nach oben und hemmen die Armbewegung möglichst plötzlich während des Sprunges selbst. Während des Absprunges wird dadurch der Druck auf die Unterlage, z. B. das Sprungbrett, verstärkt, also auch der nutzbare Gegendruck der Unterlage auf den Körper. Während des Sprunges selbst wirkt die Hemmung der Armbewegung in demselben Sinne fördernd auf den Springer. Von der Tatsache dieses Antriebes überzeugt man sich leicht, wenn man, auf einem Stuhle sitzend, folgende Armbewegung ausführt: die Arme ungefähr gleichmäßig beschleunigt hebt und sie dann möglichst kräftig anhält; man wird an der Druckverminderung auf das Gesäß merken, dass dieses Bremsen der Bewegung des einen Körperteils den ganzen Körper nach oben treibt. Diese Wirkung erklärt sich auch durch den Rückstoß. Beschleunigen wir die Armbewegung, so wird auf den Körper eine entgegengesetzte Beschleunigung ausgeübt. So macht sich bei jeder Bewegung eines für diese Betrachtung vom umgebenden Medium unabhängigen Körpers eine entsprechende Gegenbewegung geltend. Es ist wie in dem obigen Beispiel vom Gehen auf der Erde: an die Stelle des die Erde durch seine Fußtritte von sich wegdrehenden Menschen ist der Arm getreten, an

die Stelle der Erde und des Menschen auf ihr der Mensch allein. Wenn der Mensch sich durch seine einzelnen stoßartigen Fußtritte von der Erde abstößt, so dreht er sie in entgegengesetzter Richtung zu der, in der er sich bewegt; hemmt er dagegen plötzlich seinen Lauf, etwa dadurch, dass er den Fuß in den Boden einstemmt, so übt er damit ein dem ersten entgegengesetztes Drehmoment auf die Erde aus, dessen Wirkung also mit der Bewegung des Läufers vor dem Hemmen des Laufs gleiche Richtung hat. Wie also jede Beschleunigung eines Körperteils dem ganzen Körper eine dieser Beschleunigung entgegengesetzt gerichtete Beschleunigung erteilt, so erteilt jede Hemmung einer Eigenbewegung eines Körperteils dem ganzen Körper eine Beschleunigung in Richtung der Eigenbewegung des bewegten Körperteils. Ich bezeichnete derartige Bewegungen oben als Bewegungen durch Selbstrückstoß.

Um solche Bewegungen handelt es sich auch, wenn man in den dafür geeigneten Spreewaldkähnen hin und her läuft oder sich in den Knien hin und her wiegt oder in einem Rollsitzboot auf der Rollbahn hin und her fährt. Wenn man dabei die Beschleunigungen passend einrichtet, so kann man dem Kahn oder Boot — strömungsloses Wasser und Windstille vorausgesetzt — leicht eine dauernd fortschreitende Bewegung nach der Seite des wirksameren Rückstoßes aufzwingen. Soll z. B. das Boot nach vorn fahren, so ziehe man den Körper, wenn er am Ende der Rollbahn nach der Spitze des Bootes zu angekommen ist, mit großer Kraft zu dem Stemmbrett heran und bremse diese Bewegung gegen das Ende langsam ab, dann gehe man langsam zurück und bremse diese nach der Spitze des Bootes gerichtete Körperbewegung zum Schluss stark ab.

Auf einen Unterschied der Abstoßbewegungen von den Selbstrückstoßbewegungen soll noch hingewiesen werden: Während bei den Abstoßbewegungen auch konstante Geschwindigkeiten des sich bewegenden Körpers wirksam sind zur Erzielung von Rückstoßbewegungen, da ja dadurch in der Regel die Teilchen des umgebenden Mediums beschleunigt werden und infolgedessen eine Reaktion ausüben, kommen Selbstrückstoßbewegungen nur durch Geschwindigkeitsänderungen, also durch Beschleunigungen oder Hemmungen zustande.

Ich musste auf diese beiden Arten von Rückstoßbewegungen eingehen, weil die Schnellbewegung der Elateriden aus beiden zusammengesetzt ist.

## II.

**Kritik der bisher aufgestellten Erklärungen der Schnellbewegung,** insbesondere der zuletzt veröffentlichten Erklärung Otto Thilo's (Biolog. Centralblatt, Bd. XXXIV, Nr. 2, S. 150—156).

Soviel ich sehe, behaupten alle Autoren, dass Elateriden, die — was wegen der starken Wölbung der Bauchseite und flachen Wölbung der Rückenseite und der dadurch bedingten Schwerpunktslage in der Nähe der Rückenseite nicht selten geschieht — auf den Rücken gefallen sind, mit ihren kurzen Beinen den Boden nicht berühren, jedenfalls aber sich mit ihrer Hilfe nicht wieder aufrichten könnten, wenn sie in der Schnellbewegung nicht ein Mittel dazu hätten.

Ich habe mehrmals gesehen, dass sie es doch vermögen, allerdings scheint es ihnen mehr Mühe zu machen als das Emporschnellen. Meist versuchen die Käfer dieses Mittel erst, wenn sie sich mehrmals emporgeschnellt und trotzdem — eben der Schwerpunktslage wegen — die normale Lage nicht erreicht haben;

sie helfen dann auch wie andere Käfer durch Spreizen der Elytren nach.

Das Instrument des Käfers für die von einem knipsenden Schall begleitete Schnellbewegung besteht im wesentlichen aus einem Dorn am Hinterrande des Prosternum und einer passenden Grube am Vorderrande des Mesosternum.

H. Landois (1874) erklärt sich das Schnellen folgendermaßen: „Wenn das Tier auf dem Rücken liegt, biegt es die Vorderbrust rückwärts und bringt so den Dorn derselben aus der Höhle, in der er in der Ruhe belegen ist. Nun krümmt sich der Körper plötzlich nach der Bauchseite und dadurch schießt der Dorn wieder in die Grube und das Insekt stößt dabei mit dem Rücken des Thorax kräftig auf den Boden und wird durch diesen Stoß emporgeschnellt. Dieses Emporschnellen des Käfers ist mit einem knipsenden Ton verbunden . . . Der Dorn der Vorderbrust ist ziemlich lang und auf der Oberfläche, wie auch an der Spitze ziemlich stark behaart, weswegen der knipsende Ton nicht dadurch hervorgebracht werden kann, dass etwa die Spitze des Dorns auf den Grund der Höhle stieße. Bei größeren Elateren, etwa *Elater oculatus* aus Illinois, sieht man auf der Unterseite des Dornes in einiger Entfernung von der Spitze desselben schon mit freien Augen einen erhabenen glatten Wulst. Dieser wird beim Emporschnellen des Käfers über den erhabenen Vorderrand der Grube gezwängt. Hat der Wulst den Rand passiert, so knipst es . . .“ („Tierstimmen“, S. 105).

R. Hesse (1910) schreibt (in „Tierbau und Tierleben“ I, S. 212): „. . . Der Käfer stemmt zum Schnellen den Dorn gegen den Vorderrand der Grube und lässt ihn unter starker Anspannung der Streckmuskulatur plötzlich abgleiten, wobei durch das Hineinfahren des Dorns in die Grube der knipsende Ton entsteht. Dabei ergibt sich ein heftiges Zusammenknicken des gebeugten Gelenkes, so dass der vorher konkave Teil der Rückenseite jetzt konvex vorspringt und gegen die Unterlage stößt; durch deren Rückstoß wird der Käfer in die Höhe geschleudert. Da dieser Stoß aber nicht im Schwerpunkt angreift, sondern vor demselben, so wird das Tier in der Luft um die durch den Schwerpunkt gehende Querachse gedreht und kommt mit der Bauchseite nach unten herab.“

Otto Thilo (1914) bemängelt (im Biol. Centralblatt S. 150ff.) an diesen Beschreibungen und Deutungen mit Recht die Ungenauigkeit der Beobachtung und gibt eine andere Erklärung. Er weist zunächst darauf hin, dass die Krümmung des Rückens stets gering ist und insbesondere gering wird, wenn der Käfer seine Vorbereitung zur Schnellbewegung — das Anstemmen des Dornendes gegen den Grubenrand — ausführt. Thilo meint daher, dass der Ausgleich dieser Krümmung nicht ausreichen könne, um den Käfer so hoch zu schleudern, und sagt in den „Ergebnissen“:

„Der Sprungkäfer schleudert sich dadurch in die Höhe, dass er mit seinem Brustdorn gegen den zweiten Brustring schlägt. Der Dorn ist hierbei keine Sperrvorrichtung, sondern dient nur zur Führung und Sicherung der Bewegung."

Diese Ansicht begründet Thilo nicht durch Versuche, sondern durch teilweise wenig geschickte Vergleiche mit anderen springenden Geräten, einer mit einem Schlagbügel versehenen Mäusefalle, die sich durch das Aufschlagen des Bügels auf das eine Ende in der Richtung der Bewegung des Bügels überschlägt, und durch Hinweis auf das Klippholz oder Prellholz, das die Kinder über einen Stein legen und durch einen Schlag auf das eine Ende zum Überschlagen über dieses Ende veranlassen.

Nun sind jedoch die Ursachen des Überschlagens dieser beiden Geräte durchaus nicht dieselben. Das Prellholz der Kinder springt nach dem Gesetz vom zweiarmigen Hebel (Wurfhebel), die Mäusefalle und das Klippholz Thilo's, das ja im Prinzip nichts anderes ist als eine Mäusefalle — die Maus müsste nur die Zündschnur durchfressen und dann schnell nach dem anderen Ende laufen — springt nach dem oben erläuterten Gesetz vom Selbstrückstoß. Das scheint Thilo übersehen zu haben; sonst würde er wohl nicht in der Wirkung des Schlages auf das eine Ende die Erklärung des Sprunges der Mäusefalle und der Elateriden gesehen haben. Ganz haltlos wird aber dieser Erklärungsversuch, wenn man bedenkt, dass, wenn der „Schlag" auf das eine Ende des doch krummen Rückens der Elateriden die Schnellbewegung auslösen sollte, der Käfer sich in der Richtung über das getroffene Ende hinweg überschlagen müsste, also über den Kopf und nicht, wie Thilo und Hesse angeben, über den Hinterleib.

So war ich denn, als ich Thilo's Arbeit gelesen hatte (mit deren Ergebnissen er in der „Umschau" einen größeren Leserkreis bekannt machte), davon überzeugt, dass diese fast jedem Kind bekannte Erscheinung bisher noch keineswegs physikalisch einwandfrei erklärt ist und wurde in dieser Ansicht noch dadurch bestärkt, dass sogar die Richtung des Überschlags in den verschiedenen, auf biologische Verhältnisse überhaupt eingehenden Lehrbüchern nicht übereinstimmend angegeben wird: Hesse (a. a. O.) gibt wie Thilo an, dass sich der Käfer über den Hinterleib überschlägt, Schmeil (Lehrbuch der Zoologie, 1912, S. 376), dass die Drehung um das Kopfende erfolgt.

## III.

## Die Gestalt des Sprungorgans.

Das Sprungorgan variiert in der Familie der Elateriden nicht unbeträchtlich. Übereinstimmend ist jedoch bei allen Arten der Dorn am Hinterrande des Prosternum und die dazu passende Grube am Vorderrande des Mesosternum. Der Dorn (Fig. 1 und 3) er-

scheint, von der Bauchseite aus gesehen, schwach konvex gekrümmt. Er trägt an der Unterseite, etwa um $^1/_4$ bis $^1/_3$ der Länge von der Spitze entfernt, einen Wulst. Dahinter ist die Unterseite kopfwärts mehr oder minder deutlich gekielt. Die ganze Unterseite

Fig. 1.

Fig. 2.

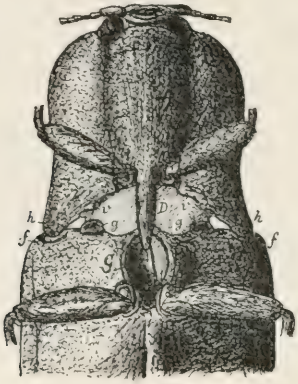



Fig. 3.

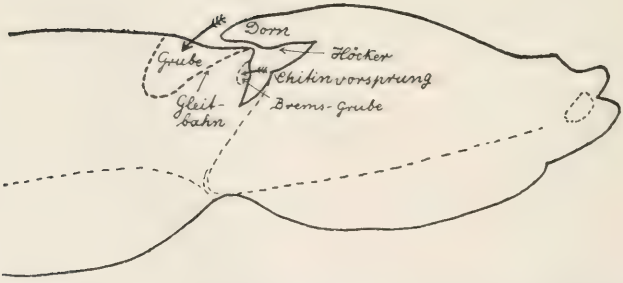



Fig. 1. Schattenriss eines zum Absprung bereiten Schnellkäfers (*Athous rufus* Degeer). Der Wulst des Dorns ist gegen den Rand der Grube gepresst; das Pronotum berührt die Untterstützungsfläche nicht. Vergr. 4 : 1.

Fig. 2. Vorderer Teil eines Schnellkäfers (*Athous rufus* Degeer), von unten gesehen.

*D* Dorn, *G* Grube, *v* Vorsprung am Hinterrande des Prosternum, *g* Bremsgrube zur Aufnahme des Vorsprungs *v*, *h* hinterer seitlicher Vorsprung des Hinterrandes des Prosternum, *f* Gelenkfurche zur Aufnahme des Vorsprunges *h*. Vergr. 5 : 1.

Fig. 3. Vorderer Teil eines Schnellkäfers (*Athous rufus* Degeer), von der Seite gesehen. Vergr. 7 : 1.

des Dorns ist unbehaart und sehr glatt, die Spitze und die Oberseite kurz behaart.

Die Grube passt nicht bei allen Arten gleichgut für den Dorn. Ihre Öffnung ist ungefähr oval: hinten ist die Grube am tiefsten. Der Vorderrand springt etwas vor und zeigt in der Mitte einen Ausschnitt. In diesen passt der Kiel der Unterseite des Dorns hinein. Vom Vorderrande der Grube führt eine glatte, ein wenig gekrümmte Gleitbahn in die Tiefe der Grube. Darauf gleitet der Dorn bei der Schnellbewegung abwärts. Neben und unterhalb der Gleitbahn ist die Grube weniger glatt und z. T. schwach behaart.

Das Gelenk für die Drehung des Prothorax wird von den Skeletteilen des Pro- und Mesonotum gebildet. Da der dorsale Einschnitt zwischen Pro- und Mesothorax ziemlich tief ist, so liegt der Drehpunkt nur wenig dorsal von der transversalen Medianebene. Zu diesem Drehgelenk gehören auch die äußeren seitlichen, bei allen Arten mehr oder minder deutlich entwickelten Fortsätze des Prothorax, für die teilweise (z. B. Fig. 2 bei *f*) Gelenkfurchen am Vorderrande des Mesothorax entwickelt sind.

Eine Skeletteigentümlichkeit ist bisher übersehen worden, die für die Wirkung des Sprungorgans von großer Bedeutung ist.

Der Hinterrand des Prosternum springt jederseits vom Dorn (Fig. 2, *D*) etwa in der Mitte zwischen der Medianlinie und dem äußeren Rande jederseits in Gestalt einer Spitze (*v*) oder eines Bogens nach hinten zu vor. Diesem Vorsprunge entspricht am Vorderrande des Mesosternums eine Grube (*y*), in die die Spitze oder der Bogen hineinpasst. Ich habe sie in Fig. 3 als Bremsgrube bezeichnet. Ist der Dorn in die Grube (*G*) hineingedrückt, so greifen auch diese Vorsprünge in ihre Gruben ein.

## IV.

## Versuche über das Springen der Schnellkäfer.

1. In welcher Weise hängt der Sprung von der Elastizität der Unterlage ab?

Ein und derselbe *Elater sanguineus* L., 16 mm lang, diente für alle Versuche als Versuchstier. Es wurde zunächst die Sprunghöhe gemessen.

| | | Sprunghöhe: |
|---|---|---|
| a) | Auf Glas: | |
| | 1. Versuch | 7 cm |
| | 2. „ | 8 „ |
| | 3. „ | 9 „ |
| b) | Auf einer Aluminiumschachtel von 1 mm Wandstärke und 9 cm Durchmesser: | |
| | 1. Versuch | 9 „ |
| | 2. „ | 11 „ |
| | 3. „ | 11 „ |

c) Auf einer Pappschachtel von $1^1/_2$ mm Wandstärke, Größe $14 \times 19$ cm:

| | | |
|---|---|---|
| 1. Versuch | 9 | „ |
| 2. „ | 12 | „ |
| 3. „ | 11 | „ |

d) Auf einem zusammengefalteten Taschentuche:

| | | |
|---|---|---|
| 1. Versuch | 1 | „ |
| 2. „ | 1 | „ |
| 3. „ | 1 | „ |

} Am folgenden Tage richtete sich der Käfer auf dieser Unterlage in zwei von drei Fällen mit den Beinen auf.

e) Auf trockenem, feinem Sande:

| | Sprunghöhe: |
|---|---|
| 1. Versuch | $1^1/_2$ cm |
| 2. „ | 1 „ |
| 3. „ | 1 „ |

f) Auf Watte:

| | | |
|---|---|---|
| 1. Versuch | 0 | „ |
| 2. „ | 0 | „ |
| 3. „ | 0 | „ |

} Der Käfer richtet sich mit Hilfe seiner Beine auf.

g) Anf derselben Pappschachtel wie oben (c):

| | | |
|---|---|---|
| 1. Versuch | 10 | „ |
| 2. „ | 12 | „ |
| 3. „ | 11 | „ |

Alle Versuche wurden kurz hintereinander angestellt, der letzte Versuch zu dem Zwecke, um festzustellen, ob der Käfer schon ermüdet war. Eine Kontrollversuchsreihe am folgenden Tage zeigt bei anderer Anordnung der Versuche die gleichen oder nur ganz wenig davon abweichende Sprungleistungen.

Wie zu erwarten war, zeigte sich eine direkte Abhängigkeit von dem Widerstand der Unterlage: der Sprung ist höher, wenn die Unterlage aus nicht nachgebenden Teilen besteht, insbesondere, wenn die Unterlage federt.

Die Sprungleistungen sind allerdings auf der Pappschachtel nur wenig höher als z. B. auf Glas. Am zweiten Versuchstage tritt dies noch deutlicher hervor.

| Da ergab sich auf | Pappe, | Aluminium | Glas |
|---|---|---|---|
| die Reihe der Sprunghöhen | 10, 12, 10; | 10, 11, 11; | 10, 10, 11 (cm). |

Den Haupteinfluss scheint daher die Elastizität des Chitins zu haben.

2. Stößt sich der Käfer mit Prothorax und Elytren von der Unterlage ab?

Wenn ein Schnellkäfer in der Rückenlage ist, berührt er mit dem Pronotum die Unterlage im allgemeinen nicht (Fig. 1). Ob dies beim Sprunge geschieht, untersuchte ich durch folgende zwei Versuchsanordnungen.

Ich legte den Käfer mit einer Pinzette rücklings auf eine mit Ruß geschwärzte Glasplatte und ließ ihn springen. Dann haftet der Ruß von allen den Stellen an seinem Körper, die er vor oder beim Sprunge berührt. Auf diese Weise konnte ich nun feststellen, dass eine starke Berührung des Pronotum mit der Unterlage nicht nötig ist (vgl. Fig. 4, *b*).

Fig. 4.

Berührungsstellen abspringender Elateriden mit einer berußten Glasplatte. (Nat. Gr. Phot.)

Hinten Berührungsstelle der Elytren, davor von Prothorax und Fühlern, seitlich von den Beinen.

*a* und *b* von *Elater sanguineus* L., *c* und *d* von *Athous niger* Redt. Bei *a* und *d* Berührung mit den Beinen, bei *d* vor dem Sprunge heftige abstoßende Beinbewegung. Bei *c*, besonders aber bei *b* nur ganz schwache Berührung des Prothorax, möglicherweise nur von der Krümmung rückwärts und nicht vom Sprunge herrührend.

Den Beweis, dass eine solche Berührung überhaupt nicht stattzufinden braucht, erbrachte folgender Versuch:

Ich legte den Käfer mit einer Pinzette so auf den Rand einer Glasplatte oder eines Mikroskopierspatels oder eines etwa 1 cm breiten Blechstreifens, dass nur die Elytren aufliegen, das Pronotum aber über den Rand ganz hinausragt. Der Käfer trachtet zwar, sich durch Drehen oder vorzeitiges Abspringen zu befreien, doch gelingt der Versuch nach einiger Übung, so dass sich der Käfer kurze Zeit vor dem Sprunge in der gewünschten Lage befindet. Es zeigte sich, dass der Käfer auch aus dieser Lage abspringen kann — also ohne dass er das Sprunggelenk zum Abstoßen gebraucht.

3. Nach welcher Richtung überschlägt sich der Käfer?

Die Beantwortung dieser Frage ist für die Erklärung der Sprungbewegung von großer Wichtigkeit.

Die direkte Beobachtung ist sehr schwer, da die Gesamtdauer des Emporschnellens und Niederfallens $^1/_4$ bis $^1/_3$ Sekunde beträgt. Trotz angespanntester Aufmerksamkeit ist es nicht in allen Fällen möglich, mit Bestimmtheit zu sagen, ob das Überschlagen über den Kopf oder über den Hinterleib erfolgt. In allen Fällen, wo der

Verfasser und die hinzugezogenen Beobachter mit Bestimmtheit sagen konnten, nach welcher Richtung die Drehbewegung erfolgte, lautete das Urteil: über den Hinterleib. Erstaunlich ist, dass der Käfer auch in diesen Fällen sehr häufig nach der Richtung zu niederfällt, wo vorher sein Kopf lag.

Auch bei den Versuchen, wo der Käfer allein mit den Elytren auf einem Blechstreifen auflag, lautete das Urteil in allen Fällen, wo Bestimmtes gesagt werden konnte, dahin, dass die Drehung über die Hinterleibsspitze erfolgte. Trotzdem fiel der Käfer nach der Richtung von seiner Ausgangslage aus nieder, wohin der Kopf zeigte.

Ohne Mühe kann man die Richtung der Drehbewegung feststellen, wenn man den Käfer auf feinem, trockenem Sande seine Sprünge ausführen lässt. Der Käfer kann sich dann nur ganz wenig erheben und die ganze Bewegung ist in den meisten Fällen nichts anderes als eine Drehung des Käfers um die Hinterleibsspitze aus der Rückenlage in die Bauchlage.

Diese Versuche reichen zur Auflösung der Sprungbewegungen hin.

## V.

## Erklärung des Springens der Schnellkäfer.

Wenn sich der Käfer emporschnellen will, bewegt er den Prothorax so lange auf und ab, bis der glatte Wulst auf der Unterseite des Dorns gegen den Rand der Grube stößt. — Man kann dieses Anpassen in der Regel beobachten. Führt man am toten Käfer dieses Anpassen aus und zwängt dann den Dorn in die Grube, so hört man, wie schon Landois beobachtete, einen knipsenden Ton in dem Augenblick, wo der Wulst über den Rand der Grube gleitet. Es fällt in diesem Augenblick offenbar der gekielte proximale Teil des Dorns auf den gekerbten Rand der Grube. Dann gleitet der Dorn schnell in die Grube hinein. Die Bewegung wird durch das Anschlagen der Vorsprünge des Prosternum-Hinterrandes an die Bremsgruben am Mesosternum-Vorderrande und wohl auch durch das Auftreffen des Dornendes auf den Grund der Grube abgebremst. Dass der Grund der Grube schwächer chitinisiert ist als die Gleitbahn, lässt darauf schließen, dass das Abbremsen der Bewegung an dieser Stelle von untergeordneter Bedeutung ist. Zu Thilo's Darstellung ist hier zu bemerken, dass der Dorn nicht fest in der Grube sitzt wie ein Säbel in seiner Scheide, sondern bei manchen Arten ziemlich großen Spielraum hat. Weiter scheint mir irrtümlich, dass die Haare zur Verminderung der Reibung dienen sollen. Sie vermehren zweifellos die Reibung und finden sich daher nur dort, wo Reibung nicht vorhanden oder bedeutungslos ist, z. B. auf der Oberseite des Dorns, der nicht fest in die Scheide passt.

Die Versuche lassen zunächst darauf schließen, dass drei Bewegungsursachen vorliegen:

1. Der Selbstrückstoß durch Abbremsen der Prothoraxbewegung, der eine Drehung um die Hinterleibsspitze herbeiführt (Versuch auf Sand, vgl. IV),

2. die Stoßwirkung des Abbremsens der Prothoraxbewegung, wodurch der Käfer wie ein Wurfhebel um den Unterstützungspunkt, also über den Kopf gedreht wird (Auffallen kopfwärts),

3. die elastische Gegenkraft des Chitins und der Unterlage (Versuche über die Sprunghöhe).

Zu erörtern bleibt noch, welchen Zweck der Wulst auf der Dornunterseite hat.

Eine Bewegung löst das Hinweggleiten des Wulstes über den Grubenrand wohl nicht aus. Es könnte nur, während der Wulst auf den Grubenrand hinaufgleitet, wenn also seine Bewegung beschleunigt ist, eine Selbstrückstoßbewegung eintreten, die der unter 1. genannten entgegenwirkt; wenn der Wulst jedoch hinabgleitet von dem Grubenrande, müsste eine Stoßwirkung auftreten, die in demselben Sinne wirkt wie die Kraft, die unter 2. genannt ist. Diese Kraft scheint in der Tat nicht unbedeutend zu sein, denn der knipsende Ton, der offenbar von dem Aufprallen des Dorns auf die Gleitbahn herrührt, ist stets deutlich hörbar. Man könnte zwar meinen, dass das Abbremsen der Prothoraxbewegung von dem Geräusch begleitet ist; doch überzeugen Versuche am toten Tiere davon, dass es bereits „knipst", wenn der Wulst über den Grubenrand hinweggedrückt ist, ehe noch der Vorsprung die Bremsgrube berührt hat.

Die Hauptbedeutung des Dornwulstes suche ich jedoch anderswo. Ich sehe sie darin, dass es dem Käfer so möglich wird, zunächst einen festen Halt zu finden und, wenn der Widerstand dann durch starke Muskelanspannung beseitigt ist, sehr schnell eine große Bewegungsgeschwindigkeit zu erzielen, so dass beim Abbremsen dieser Geschwindigkeit eine große Selbstrückstoßkraft auftritt.

Diese ist nämlich das stets Wirksame, auch wenn die Unterlage für einen hohen Sprung keine Möglichkeit bietet. Die Wurfhebelwirkung ist zweifellos unbedeutender. Denn der Käfer individualisiert den Sprung nicht; er müsste also, wenn die Wurfhebelwirkung stark wirksam wäre, auch auf nachgiebiger Unterlage mehr oder minder senkrecht in die Höhe springen oder auf der Stelle liegen bleiben — indem sich die beiden entgegengesetzten Drehkräfte dann das Gleichgewicht hielten.

Ist die Wurfhebelwirkung auf dieser nachgiebigen Unterlage nicht wirksam, so kann sie doch bei fester Unterlage in Erscheinung treten. Denn die Drehwirkung wird sicher dadurch gehemmt, dass die Unterstützungsstelle dem Druck nachgibt. Dadurch erklärt sich teilweise das mehr oder minder senkrechte Emporschnellen sowie das häufige Auffallen kopfwärts.

Schließlich findet, wie auch die Photographie der Berührungsstellen beweist, in manchen Fällen ein Abrollen der Elytren auf der Unterlage statt, so dass dabei auch ein Abstoßen der hinteren Teile der federnden Chitindecken eintritt, das offenbar das Ergebnis hat, dass der Körper einen Antrieb zum Sprung nach der Seite des Kopfes hin bekommt.

Sehr wünschenswert wären gute kinematographische Aufnahmen der Schnellbewegung.

## Ergebnisse.

1. Das Sprungorgan besteht erstens aus einer Vorrichtung zur Ermöglichung einer schnellen Drehbewegung des Prothorax und zweitens aus einer Vorrichtung zum Abbremsen der Bewegung.

Zur Erzielung der schnellen Drehbewegung dient der Dorn des Prosternum, dessen an der Unterseite befindlicher Wulst gegen den Rand der Grube vorn am Mesosternum gepresst und dann nach Einsetzen des vollen Muskeldrucks darüber hinweggezwängt wird.

Das Abbremsen dieser Bewegung geschieht wohl teilweise durch das Auftreffen des Dorns auf den Grubengrund, vorwiegend aber durch das Anstoßen der seitlichen inneren Vorsprünge des Prosternum-Hinterrandes gegen die Bremsgruben am Mesosternum-Vorderrand.

2. Die Schnellkäfer können auch auf wenig festen Unterlagen ihre Sprünge ausführen, z. B. auf feinem, trockenem Sande. Dann besteht die Schnellbewegung in einer Drehung um das Hinterleibsende. Auf fester Unterlage spielt die Elastizität des Chitins eine größere Rolle als die der Unterlage.

Die Drehung beim Sprunge scheint stets um das Hinterleibsende zu erfolgen, auch dann, wenn der Käfer, was sehr häufig geschieht, kopfwärts von der Absprungsstelle landet.

3. Die Schnellkäfer brauchen beim Absprunge die Unterlage nur mit den Elytren zu berühren. Die Elytren rollen sich dabei bisweilen bis zur ganzen Länge auf der Unterlage ab.

4. Alle bisher aufgestellten Erklärungen der Schnellbewegung sind falsch:

Der Käfer stößt sich nicht mit dem Pronotum und den Elytren ab (z. B. Hesse, Tierbau und Tierleben I, S. 212); er springt ebenso gut, wenn nur die Elytren aufliegen.

Er schleudert sich auch nicht durch die Schlagwirkung auf den Vorderrand des Mesosternums in die Höhe (Thilo, Biol. Centralbl., 1914, S. 150ff.), denn dann müsste die Drehung wegen der Wurfhebelwirkung über den Kopf erfolgen. Die Schlagwirkung ist nur eine Teilursache.

5. Beim Schnellen wirken folgende Bewegungsursachen:

a) Der Selbstrückstoß infolge der Hemmung der Drehbewegung des Prothorax, der die Drehung über das Ende des Abdomens bedingt,

b) der Schlag des Dorns auf die Gleitbahn nach dem Hinübergleiten des Wulstes über den Grubenrand und der Bremsschlag der mittleren seitlichen Chitinvorsprünge hinten am Prosternum gegen die Bremsgruben vorn am Mesosternum als Ursachen einer Wurfhebeldrehung des Käfers um die Unterstützungsstelle der Elytren als Drehstelle, wodurch die Drehbewegung um das Ende des Abdomens abgeschwächt und der Druck auf die Unterlage verstärkt wird,

c) die Federkraft des Chitins infolge des Drucks auf die Unterlage und der Abrollung der Elytren auf der Unterstützungsfläche.

Der Selbstrückstoß und die Wurfhebelwirkung wirken einander entgegen und pressen, wenn beide wirksam sind, den Käfer gegen die Unterlage. Auf nachgiebiger Unterlage gibt die Unterstützungsstelle dem Druck nach und die Wurfhebelwirkung kommt nicht zur Geltung. Dann bleibt nur die Drehung des Selbstrückstoßes übrig, die den Käfer über die Spitze des Abdomens dreht. Das Auffallen in der Richtung des Kopfes von der Absprungstelle aus scheint dadurch bedingt zu sein, dass die sich auf der Unterstützungsfläche abrollenden Elytren auf den Käfer abstoßend einwirken. Dass die Drehung anscheinend stets über die Spitze des Abdomens erfolgt, lässt auf die vorherrschende Wirkung des Selbstrückstoßes infolge der Hemmung der Drehbewegung des Prothorax schließen.

## War Darwin ein originelles Genie?

Von **J. H. F. Kohlbrugge**, Utrecht.

Wie dachte Darwin selbst über seine Originalität?

Am schärfsten sprach er sich darüber wohl in den folgenden Worten aus: "I was forestalled [1]) in only one important point, which my vanity has always made me regret." Alles andere, was er in seinen Werken in bezug auf die Deszendenztheorie gebracht hatte, war also von ihm entdeckt, von ihm geschaffen worden!

Ähnlich klingen die folgenden Worte, die auf das Ganze zielen: "It has [2]) some times been said, that the success of the origin proved 'that the subject was in the air', or 'that men's minds were prepared for it'. I do not think this is strictly true, for I occasionly sounded not a few naturalists and never happened to come across a single one, who seemed to doubt about the permanence of species".

---

1) Bei Erwähnung von Forbes' Erklärung der Arktischen und Hochgebirgs-Fauna und Flora durch die Eisperioden. Life and letters. Vol. I, p. 71, New York 1887.

2) Fr. Darwin. The life and letters of Ch. Darwin. Vol. 1, p. 71, New York 1887.

Ungefähr dasselbe äußerte er in der ersten Auflage seiner Origin of species (p. 481). "Why, it may be asked, have all the most eminent living naturalists and geologists rejected this view of the mutability of species". Auf S. 6 lesen wir "The view which most naturalists entertain that each species has been independently created."

Wir sehen also, dass Darwin glaubte, dass er nahezu alle wichtigen Beweise (alle bis auf einen) oder Erklärungen zu seiner Deszendenzlehre selbst und selbständig gefunden habe. Dass er allein stehe in seiner Auffassung der Variabilität der Organismen, dass die übrige Welt noch versunken sei in der Schöpfungslehre und dass er demnach durch seine selbstgefundenen Auffassungen und Erklärungen gegen diese Welt in die Schranken trat und sie überwand.

Darwin hielt sich selbst also für ein durchaus schöpferisches Genie!

Diese Selbsteinschätzung wurde z. B. durch Mantegazza bestätigt[3]).

Darwin è un creatore: „anch' egli dopo vent' anni di osservazione e di meditazione disse nel mondo delle forme vive: Sia la luce, e anch' egli morendo nelle supreme ore della sua serena agonia, poteva, guardandosi indietro, compiacersi di sè stesso et dell' opera sua. E. Darwin vide che la luce era buona."

Diesen Worten nach dürfte man Darwin also mit den Worten des alten Kirchenliedes: „Veni creator spiritus" begrüßen.

Ich habe nicht weiter nach derartigen Äußerungen in der Darwinistischen Literatur gesucht, aber nach Radl[4]), der sie gut kennt, tragen die Darwinisten die Sache stets so vor, als ob der Darwinismus eine absolute, von der Zeit unabhängige, durch seinen genialen Kopf entdeckte Wahrheit sei; als ob alle Forscher vor Darwin an direkte Erschaffung jeder Spezies glaubten. Erst Darwin habe die historische, kausale Methode und das exakte Denken in die Naturwissenschaften eingeführt, welche denn auch durch ihn, da er sie aus den theologischen und teleologischen Fesseln befreite, zur Wissenschaft wurde. Da wir nun keinen Grund haben, dieses alles gläubig anzunehmen, so wollen wir zunächst einmal untersuchen, ob wirklich die Variabilität der Organismen zu Darwin's Zeit eine unbekannte oder von allen verurteilte Lehre war. Es könnte doch sein, dass Darwin seine Zeitgenossen und die Literatur nicht kannte, um so mehr, da er ja von sich selbst bezeugte: "During my whole life I have been singularly incapable of

3) Archivio per l' antropologia e etnologia. Firenze 1905, p. 311.

4) E. Radl. Geschichte der biologischen Theorien. T. II, Leipzig 1905, S. 113, 273, 554.

mastering any language[5])." Sein Urteil beruhte also vielleicht nur auf seinen Erfahrungen, die er durch Gespräche mit einigen seiner Landsleute machte. Von diesen schrieb H. Hauff: „Nur in England klebt noch ein Teil der Naturforscher hartnäckig an dem Buchstaben der Schrift, was wohl daher rührt, dass so viele Lehrer der Naturgeschichte Geistliche der bischöflichen Kirche sind," was Judd bestätigt![6])

Zuvor muss ich noch einem zuweilen gemachten Einwand begegnen, dass zumal der induktiv arbeitende Forscher, der zahllose neue Tatsachen ans Licht bringt, die Literatur vernachlässigen dürfe, wenn ihn diese bei seinen originellen Untersuchungen aufhalte. Ich gebe gerne zu, dass diese Auffassung eine gewisse Berechtigung für sich hat, so lange wenigstens, wie solch ein Forscher sich auch kein Urteil erlaubt über die Literatur, über die Auffassung seiner Zeitgenossen oder über die Geschichte seiner Wissenschaft. Oben sahen wir aber, dass Darwin sich wohl erlaubte, seine Zeitgenossen und den Zeitgeist zu beurteilen. Dann muss man aber auch von ihm fordern, dass er beide kannte. Kannte er sie nicht und erlaubte er sich trotzdem ein Urteil, so fehlte es ihm an wissenschaftlichem Ernst!

Zwar hat Darwin sein berühmtes Buch anfangs ohne jede historische Einleitung erscheinen lassen, wodurch er ganz besonders den Eindruck erweckte, dass seine Tat, seine Theorie[7]), eine originelle, neugeschaffene sei. Später jedoch zunächst in der ersten deutschen Auflage und dann in der amerikanischen Auflage brachte er eine historische Einleitung und zwar auf Antrieb Bronn's[8]). Obgleich diese Einleitung äußerst oberflächlich und kurz gehalten ist, so ist es doch immerhin eine historische Einleitung. Einerseits gibt uns diese nun das Recht, von ihm zu fordern, dass er die Geschichte, über die er schrieb, kannte, anderseits vernichtete er durch diese Einleitung die selbstbehauptete Originalität.

Wir wollen uns nun zunächst unter Darwin's Zeitgenossen von 1830—1859 umsehen, ob unter ihnen namhafte Forscher sich

5) Fr. Darwin. The life and letters of Ch. Darwin. Vol. I, p. 29, New York 1887.

6) H. Hauff. Vermischte Schriften. Bd. I. Skizzen aus dem Leben und der Natur. Stuttgart und Tübingen 1840, S. 202. J. W. Judd. The coming of evolution, 1910, p. 25 schrieb "Uniformitarianism and Plutonisme were looked upon, with aversion and horror as subversive of religion and morality." Coneybeare, Sedgwick, Buckland, Whewell, Henslow waren Geistliche. Judd, l. c. schrieb weiter in bezug auf England (p. 1). "At the beginning of the century the few who ventured to entertain evolutionary ideas where regarded by their scientific contemporaries, as wild visionairies, or harmless 'cranks', by the world at large as ignorant 'quacks' or 'designing atheists" (vgl. auch Judd S. 61).

7) Er selbst schrieb oft "my theory". So auf S. 206, 280, 302, 463, 465 der ersten Auflage. Darüber handelt auch Fr. Darwin. Ch. Darwin, 1892, p. 246.

8) Fr. Darwin. Ch. Darwin, 1892, p. 246.

finden lassen, die die Variabilität der Organismen lehrten. Wir finden dann die folgenden Autoritäten. Ich gebe nur solche, die ich selbst gelesen habe.

1. Wilbrand 1830.
2. Matthew 1831.
3. E. Geoffroy St. Hilaire 1831.
4. Aug. de St. Hilaire 1831.
5. Omalius d'Halloy 1831, 1846.
6. Nodier 1832.
7. Leuckart 1832.
8. de la Bèche 1833.
9. von Baer 1834, 1859.
10. Grant 1834.
11. Poiteau 1834.
12. Heer 1834, 1855, 1858.
13. Schubert 1835, 1839, 1852.
14. Ehrenberg 1835, 1838.
15. Rossmässler 1835, 1847, 1856.
16. Rafinesque 1836.
17. Schopenhauer 1836, 1850.
18. Reichenbach 1837.
19. Herbert 1837.
20. Oken 1837.
21. Dutrochet 1837.
22. von Berg 1837, 1843.
23. Bucher de Pertes 1838.
24. Burdach 1838, 1840.
25. Spring 1838, 1853.
26. Littré 1838.
27. v. Martius 1839.
28. Wimmer 1839.
29. Meunier 1839.
30. Carpenter 1839, 1841.
31. Wetter 1839.
32. Huot 1839.
33. Kehlau 1840.
34. Hauff 1840.
35. Illgen 1840.
36. Perty 1841, 1846.
37. Moritzi 1842.
38. Landbeck 1842.
39. Balsac 1842, 1848.
40. Haldeman 1843.
41. Regel 1843.
42. Hooker 1844, 1853, 1859.
43. Lindley 1844.
44. Chambers 1844, 1853 etc.
45. Pictet 1844, 1853.
46. Vogt 1845, 1847.
47. Wimmer 1846.
48. Fraas 1847.
49. Gérard 1847.
50. Cotta 1848.
51. Cockburn 1849.
52. Martin 1849.
53. Schleiden 1850, 1852.
54. Braun 1851, 1859.
55. Reichenbach 1851.
56. Freke 1851.
57. Kützing 1851, 1856.
58. Bronn 1851.
59. Donders 1851.
60. Naudin 1852, 1858.
61. Quenstedt 1852.
62. Unger 1852.
63. Eschricht 1852.
64. Spencer 1852.
65. Schaaffhausen 1853.
66. Brehm 1853.
67. Baumgärtner 1853. 1855.
68. Carus 1853.
69. Keyserling 1853.
70. Mac Gregor 1853.
71. Nägeli 1853, 1859.
72. Lecocq 1854.
73. Schultz - Schultzenstein 1854.
74. Baden Powell 1855.
75. de Candole 1855.
76. Büchner 1855.
77. Laugel 1856.
78. Müller 1856.
79. Burmeister 1856.
80. Serres 1857.

81. Jaeger 1857.
82. Virchow 1858.
83. Wallace 1858.
84. Huxley 1859.
85. Maury 1859.
86. Hudson Tuttle 1859.
87. Hooker 1859.

Diese 87 Namen von Zeitgenossen, die sich durch weiteres Nachforschen wohl werden vermehren lassen, zeigen in unwiderleglicher Weise, dass Darwin die Literatur nicht kannte und demnach den Zeitgeist nicht beurteilen konnte. Dann war es allerdings leicht, sich selbst zu suggerieren, dass er ein origineller Schöpfer sei. Dieses Namenverzeichnis beweist weiter, dass Darwin sich die nutzlose Aufgabe zuerteilte um offene Türen einzurennen, als er schrieb: „Mag ich mich auch geirrt haben ... indem ich die Tragweite der natürlichen Zuchtwahl überschätzte ... trotzdem glaube ich wenigstens dadurch etwas Gutes gestiftet zu haben, dass ich das Dogma von einzelnen Schöpfungen umgestoßen habe“ [9]). Oder wir müssen annehmen, dass Darwin für die ganz speziellen damaligen englischen Verhältnisse schrieb, die aber, wie die oben gebrachten englischen und amerikanischen Namen beweisen, auch nicht ganz seiner Beschreibung des Zeitgeistes entsprachen, was er in seiner Einsamkeit auf Down wohl nicht erfahren hatte. Oder Darwin wollte sich vielleicht mit seinem Buche an die Theologen und das große Publikum wenden, die allerdings der Meinung waren, dass jede Spezies einzeln geschaffen worden sei? Gegen letztere Auffassung ist aber einzuwenden, dass Darwin in den oben gegebenen Zitaten selbst immer von den „naturalist“ spricht, also von seinen Fachgenossen. Dann kannte er wohl nur einige der damaligen, heute längst vergessenen englischen Dozenten, während er die Literatur einfach nicht kannte. Um dies noch stärker hervortreten zu lassen und weil Darwin in seiner später gegebenen historischen Einleitung weit über die selbstdurchlebte Periode hinausgeht, so empfiehlt es sich, dass wir uns auch nach den Vertretern der Variabilität umsehen, die vor 1830 gelehrt haben. Dabei wollen wir die älteren Autoren, solche z. B., die Variabilität annahmen, weil sonst in der Arche Noah kein Raum für alle Tiere gewesen sei, außer acht lassen und ebenso die mittelalterlichen, oft recht phantastischen Anschauungen über Variabilität. Wir fangen darum erst mit dem 18. Jahrhundert an.

88. de Maillet 1715, 1748.
89. Marchant 1719.
90. Needham 1747, 1749.
91. Baumann (Maupertuis) 1751.
92. Diderot 1754, 1769.
93. Buffon 1756, 1761.
94. Duhamel du Monceau 1758.
95. Wolff 1759.
96. Robinet 1761.
97. Bonnet 1764, 1769.

9) Der englische Text folgt unten auf S. 108.

98. Duchesne 1766.
99. Maupertuis 1768.
100. Holbach (Mirabaud) 1770.
101. Kawersnief 1775.
102. Pallas 1777, 1780, 1811.
103. Zimmermann 1778.
104. Leske 1779.
105. Soulavie 1780.
106. Fabricius 1781, 1804.
107. Falconer 1782.
108. Douglas 1785.
109. Forster 1786.
110. E. Darwin 1789, 1796.
111. Olivi 1792.
112. Hunter 1794.
113. Cabanis 1796, 1797.
114. Deleuze 1800.
115. de Lazepède 1800.
116. Rodig 1801.
117. de Lamarck 1801, 1809.
118. Schelver 1802, 1812.
119. Playfair 1802.
120. Treviranus 1802.
121. Bertrand 1803.
122. Gautieri 1806.
123. Voigt 1808, 1817, 1823.
124. Hagen 1808.
125. Philites 1809.
126. Bonelli 1809.
127. Meiners 1811.
128. Spix 1811.
129. Fries 1814.
130. Féburier 1815.
131. Lawrence 1816.
132. Doornik 1816.
133. Lenhossek 1816.
134. Schweigger 1818, 1820.
135. Wells 1818.
136. Tauscher 1818.
137. Ballenstedt 1818.
138. Poiret 1819, 1820.
139. v. Schlottheim 1820.
140. Agardh 1820.
141. Link 1821.
142. Pander, d'Alton 1821 bis 1825.
143. Meckel 1821.
144. Körte 1821, 1824.
145. Nöggerath 1822.
146. Herbert 1822, 1837.
147. Gaede 1823.
148. Hayn 1823.
149. Stahl 1824.
150. Bory St. Vincent (Diction. de l'histoire naturelle) 1824 bis 1830.
151. Defrance 1824.
152. v. Buch 1825.
153. Grant 1826.
154. Prichard 1826, 1834.
155. Lyell 1827, 1836.
156. Ritgen 1828.
157. Kaup 1829.

Zu diesen wären dann noch diejenigen zu fügen, welche nicht eine Variabilität durch äußere oder innere Einflüsse, sondern eine Entstehung neuer Spezies durch Kreuzung lehrten. Von diesen will ich hier nur die folgenden nennen.

158. Linné 1743—1762.
159. Gmelin 1749—1760.
160. Koelreuter 1761, 1764.
161. Adanson 1763.
162. Ackermann 1812.
163. Henschel 1820.
164. Knight 1821, 1823.
165. Sageret 1830.
166. Puvis 1837.

Hier wären besonders noch manche Botaniker hinzuzufügen [10]).

10) Ältere Arbeiten finden sich z. B. noch bei J. Dryander: Catalogus bibliothecae historico-naturalis Josephi Banks. Londini 1797. T. III. Abteilung Transmutatio specierum.

Eine weitere kleine Reihe von Forschern, die Variabilität für eine bestimmte Gruppe lehrten, werde ich weiter unten bringen.

Wir wissen nun, mit welchem Leichtsinn Darwin urteilte und ebenso Haeckel[11]) als er schrieb: „Um die Bedeutung dieses doppelten Verdienstes richtig zu würdigen, muss man bedenken, dass fast die gesamte Biologie vor Darwin den entgegengesetzten Anschauungen huldigte und dass fast bei allen Zoologen und Botanikern die absolute Selbständigkeit der organischen Spezies als selbstverständliche Voraussetzung aller Form-Betrachtung galt. Das falsche Dogma von der Beständigkeit und unabhängigen Erschaffung der einzelnen Arten hatte eine so hohe Autorität und eine so allgemeine Geltung gewonnen, und wurde außerdem durch den trügenden Augenschein bei oberflächlicher Betrachtung so sehr begünstigt, dass wahrlich kein geringer Grad von Mut, Kraft und Verstand dazu gehörte, sich reformatorisch dagegen zu erheben und das künstlich darauf errichtete Lehrgebäude zu zertrümmern.“ Wir wissen nun, wie wir über diesen Mut und das Zertrümmern zu denken haben[12]). Auf diese trockenen Namenverzeichnisse, besonders auch weil ich diese einstweilen ohne den näheren Literaturnachweis bringe[13]), mögen nun noch einige Zitate folgen, welche dasselbe beweisen wie die Namen.

Wir haben oben bereits Hauff als Zeugen angeführt, dass man um 1840 auf dem Kontinent ziemlich allgemein an die Veränderlichkeit der Spezies glaubte. Gleiches lehrt uns die 1842 zu Erlangen erschienene Streitschrift[14]) von G. F. Müller, welche diese Konstanz heftig verteidigt und nicht erschienen sein würde, wenn die Variabilität nicht viele Anhänger gehabt hätte. Deutlich sind auch die Worte von K. E. von Baer. „Es wäre[15]) geradezu unmöglich, alle Aussprüche von Naturforschern aufzuzählen, welche sich gegen die Konstanz der einzelnen Arten erklärt haben.“ Auch

11) Schöpfungsgeschichte, 9. Aufl., S. 107.

12) Man vergleiche damit die Worte von Dewar (D. Dewar u. F. Finn. The making of Species. London 1909, p. 6, 7): “We hear much of the “magnitude of the prejudices” which Darwin had to overcome, and of the mighty battle which Darwin and his lieutenant Huxley had to fight before the theory of the origin of species by natural selection obtained acceptance. We venture to say that statements such as these are misleading. We think we may safely assert that scarcely ever has a theory which fundamentaly changed the prevailing scientific beliefs met with less opposition.”

13) Ein Artikel wie dieser würde durch einen ausführlichen Literaturnachweis allzu große Dimensionen annehmen. Ich gedenke ihn später zu bringen, wenn die Verhältnisse die Herausgabe eines Buches „Die Geschichte der Evolution“ gestatten.

14) G. Fr. Müller. Die Entstehung des Menschengeschlechts. Erlangen 1842.

15) K. E. v. Baer. Studien aus dem Gebiet der Naturwissenschaften. 1876, p. 275.

Ehrenberg's Schrift von 1852[16]) wäre hier zu nennen, in der man auch (S. 1) diese Worte findet: „Die neueste Bewegung in den organischen Naturwissenschaften stellt alle Formbeständigkeit in Frage." Diese Bewegung hatte außer der Evolutionstheorie noch verschiedene Wurzeln. Wir nennen hier:

**Erstens** aus den am Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts sehr beliebten Untersuchungen über die Generatio spontanea und das Leben der niedrigsten Organismen. Diese hatten zu der Überzeugung geführt, dass wenigstens die niedrigen Organismen direkt ineinander übergehen können. Im 18. Jahrhundert ging diese Auffassung von Needham aus, der deshalb durch Voltaire scharf angegriffen wurde. Im 19. Jahrhundert war Agardh der Hauptrepräsentant dieser Richtung, an den sich die meisten anderen anschlossen. Die mir bekannt gewordenen Forscher, welche die niederen Formen ineinander übergehen ließen, bringt das nachfolgende Verzeichnis.

167. Needham 1747, 1749.
168. Richard 1780.
169. Engramelle } nach
170. Muller } Richard
171. Le Bossu }
172. Ingerhous 1784.
173. Lichtenstein 1797.
174. Treviranus 1802.
175. Girod Chantran 1802.
176. Sprengel 1804, 1812.
177. Trentepohl 1807, 1823, 1826.
178. Nitzsch 1817.
179. Agardh 1814, 1820, 1823, 1826, 1828, 1829.
180. Schweigger 1820.
181. Nees v. Esenbeck 1820.
182. Hornschuh 1821.
183. Eichwald 1821.
184. Ramdohrius } nach
185. Vaucher } Eichwald
186. Gruithuizen }
187. Wiegmann 1822.
188. Fries 1821, 1822, 1829.
189. Meyer 1825.
190. Turpin 1826.
191. Edwards 1826.
192. Meyen 1827.
193. Borry St. Vincent 1827.
194. Unger 1827, 1830, 1843.
195. Leuckart 1827.
196. Hundeshagen 1829.
197. Himley 1835.
198. Carpenter 1839, 1841.
199. Kützing 1841.

Da auch diese Autoren die Konstanz der Art wenigstens für die niederen Organismen bekämpfen, so wäre unsere Zeugenreihe auf fast 200 angewachsen, während Darwin in seiner historischen Einleitung nur 23[17]) zu nennen wusste. Dabei habe ich erst einen kleinen Teil der Literatur durchgesucht. Ich bezweifle, ob man

16) C. G. Ehrenberg. Über die Formbeständigkeit und den Entwicklungskreis der organischen Formen. Aus den Monatsberichten der Akademie, Berlin 1852.

17) Man findet 25 Namen, von denen ich glaube, dass Owen und Isid. Geoffroy St. Hilaire besser fortgelassen werden. Diese, wie viele andere zweifelhafte Zeugen, wird man auch in meinen Verzeichnissen nicht finden. G. Seidlitz brachte später auch nur 47 Namen (Darwin'sche Theorie, 2. Aufl., Leipzig 1875).

solch eine stattliche Reihe gleich bedeutender Forscher wird zusammenstellen können, welche die Konstanz der Art verteidigten, wenn ich auch einige tüchtige Geologen zu nennen wüsste, welche den Standpunkt Cuvier's übertrieben auffassten.

**Zweitens** wurde obengenannte Bewegung sehr gestützt durch Schwann's Zellenlehre. Ehrenberg (l. c. S. 30—31) bemerkt dazu: „Jetzt wird häufig die Ansicht laut und öffentlich gebildet, dass eine Zelle mit ihrem Zellkerne einem Ei gleiche und alle Eier samt den ganzen Infusorien nur solche Zellen wären. Nichts geringeres als die im Erdinnern geologisch wahrnehmbare Aufeinanderfolge verschiedener Formenreihen, deren Erkenntnis noch so mangelhaft und deren Darstellung oft so wenig physiologisch richtig ist, glaubt man sogar damit zu erklären." „Freilich (l. c. S. 10) löst sich jetzt jede Pflanzenvorstellung in der Literatur der Botanik fast allein in Zellen auf, die so wenig das Bild einer Pflanze geben können als Mauersteine das eines Hauses, oder es zergeht die Vorstellung in ein Nebelbild proteischer Fortbildung und Verwandlung, welche alle Formbegrenzung nach allen Seiten hin aufhebt, alle Genera und Spezies vernichtet[18]).

**Drittens** wirkte hier der 1842 von Steenstrup entdeckte Generationswechsel kräftig mit, der den Übergang des einen Tieres in ein anderes direkt zu zeigen schien.

**Viertens** zeigte auch hier die Naturphilosophische Lehre von der Metamorphose ihren Einfluss (Ehrenberg, l. c. S 141), da sie überall nach Urformen suchte. Sie ließ alle Seitengebilde der Pflanze mit Goethe aus dem Blatt entstehen und alle Unterteile des tierischen Körpers aus Wirbeln. Sie verflüssigte also auch die Formen.

**Fünftens** stimmte für die Variationsfähigkeit der Organismen die geologische Formenreihe. Dazu bemerkte Ehrenberg[19]): „Zu läugnen ist es nicht, dass die bisherige häufig ausgesprochene Vorstellung, als wären alle neuere Organismen samt dem Menschen die Nachkommen und vervollkommneten Verwandlungsstufen von Trilobiten und Farnkräutern etwas Widerstrebendes hat."

Dieses alles hatte zur natürlichen Folge, dass man bei der einfachen Variabilität nicht stehen blieb, welche nur für verwandte Formen gemeinsame Abstammung annahm, sondern vollständige Stammbäume für Tiere und Pflanzen entwarf, kurz zu einer Deszendenztheorie überging. Auch diese Bestrebungen, die den seinen so nahe kamen, waren Darwin meist unbekannt geblieben, wie nicht

18) Darüber handeln besonders: M. J. Schleiden, Die Pflanze und ihr Leben, Leipzig 1850; O. Schmidt, Goethes Verhältnis zu den organischen Naturwissenschaften. Berlin 1853, S. 8.

19) C. G. Ehrenberg. Über noch zahlreiche jetzt lebende Tierarten der Kreidebildung. Berlin 1840, S. 83.

nur seine historische Einleitung, sondern auch die folgenden Worte zeigen, die er schrieb: "With respect to books on this subject I do not know of any systematical ones, except Lamarcks." Ob man nun der Deszendenztheorie ein Buch, oder ein Kapitel, oder nur einige Seiten widmete, ist nebensächlich, wenn man nur eine deutliche Vorstellung des Deszendenzgedankens gab. Das taten aber die nachfolgenden Autoren[20]), die alle eine Abstammung aller Wesen aus einigen oder wenigen Formen annahmen.

de Maillet 1748.
Needham 1749.
Baumann (Maupertuis) 1751.
Maupertuis 1768.
Delisle de Sales 1777.
E. Darwin 1789—1796.
Fabricius 1781—1804.
Rodig 1801.
Treviranus 1802.
Bertrand 1803.
Gautieri 1806.
Hagen 1808.
Voigt 1808—1817.
de Lamarck 1809.
Bonelli 1809—1830.
Fodera, Marmocchi } nach Camerano
Doornik 1816.
Tauscher 1818.
Pander. d'Alton 1820—1825.
Meckel 1821.
Link 1821.
Nöggerath 1822.
Reichenbach 1828—1837.
Kaup 1829, 1835.
Nodier 1832.
Littré 1838.
Illgen 1840.
Perty 1841, 1846.
Moritzi 1842.
Chambers 1844, 1853.
Rossmässler 1844, 1847, 1856.
Gérard 1844, 1845, 1847.
Cotta 1848.
Braun 1851, 1859.
Donders 1851.
Freke 1851.
Spencer 1852.
Unger 1852.
Schleiden 1852.
Quenstedt 1852.
Naudin 1852, 1858.
Schaaffhausen 1853.
Baumgärtner 1853, 1855.
Naegeli 1853, 1859.
Schultz-Schultzenstein 1854.
Baden Powell 1855.
Büchner 1855.
Heer, 1855, 1858.
Laugel 1856.
Kützing 1856.
Jaeger 1857.
Huxley 1859.
Wallace 1859.
Hudson Tuttle 1959.
Weinland 1860—1861.
Carpenter 1862.

Das wären also fast 60 Namen von Deszendenztheoretikern! Würde ich nun hier auch noch die Namen derjenigen herzählen, die, wenn sie auch keine fleischliche Deszendenz annahmen, doch eine gleichzeitige Schöpfung aller Formen verwarfen und für die

20) Es sind natürlich zum Teil dieselben, die oben bereits für die Variabilität der Art genannt wurden.

Organismen eine ideell gedachte, sich über weite Zeiträume ausdehnende Evolution verteidigten, dann könnte ich fast alle Namen der bedeutenderen Zoologen, Botaniker und Geologen hier zusammenstellen, die seit der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts gelebt haben. Fast alle waren Evolutionisten, verwarfen das Sechstage-Werk und nahmen ein sehr hohes Alter für die Erde und ihre Organismen an. Vielleicht werden auch unter den Lesern dieser Zeilen noch einige sein, die, trotzdem schon so oft darauf hingewiesen wurde, meinen, dass Deszendenztheorie und Evolution dasselbe sei. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Es wurde diese irrige Auffassung aber eifrig propagiert, denn indem man Evolution und Deszendenz identifizierte, konnte man sagen: „Es gebe nichts zwischen Deszendenzlehre und dem aus der Bibel hergeleiteten Schöpfungsbegriff." Dazwischen liegen aber viele vitalistische Evolutionstheorien. In bezug auf die Verallgemeinerung dieses damals schon alten Evolutionsgedankens ist aber noch besonders hervorzuheben, dass für diesen Spencer[21]) und Lyell[22]) mehr taten als Darwin.

Deszendenz ist einfach die materiell gedachte Evolution. Dass die Evolution allgemein anerkannt und auf allen Universitäten gelehrt wurde, bezeugen auch M. Müller und H. Lotze[23]). Was Theologen und Laien dazu dachten, geht uns Naturforscher (Naturalists) wohl weiter nichts an. Wir haben mit der langen Reihe Namen sattsam nachgewiesen, dass die Deszendenztheorie nicht mehr aus den Gedanken der Forscher wich, seit sie durch de Maillet einmal eingeführt und durch de Lamarck weiter ausgearbeitet worden war. Das habe ich übrigens schon in zwei Arbeiten ausführlich gezeigt[24]).

Burmeister schrieb denn auch 1856[25]) von der „Umwand-

21) A. Thomson. Progress of science in the century. London 1906, p. 426. Biological problems of to day. Edinburgh review. Jan. 1909, p. 194. E. Clodd. Pioneers of Evolution p. 174—183, London 1897. W. A. Locy. Biology and its makers, p. 346, New York 1908. R. Mackintosh. From Comte to Kidd, p. 64, London 1899. Ch. Hodge. What is Darwinisme, p. 11, London, Edinburgh 1874. O. Zöckler. Geschichte der Beziehungen zwischen Theologie und Naturwissenschaft, II, S. 806. Gütersloh 1877. R. H. Lock. Recent progress in the study of variation 3e ed. London 1911. p. 23.

22) Judd, l. c. p. 73, 74, 81, 103, 150. Judd's Urteil ist darum besonders wertvoll, da er alle englischen Forscher dieser Periode persönlich gekannt hat. Übrigens bestätigt Darwin Judd's Auffassung in der ersten Auflage der Origin of species S. 282.

23) M. Müller. Natürliche Religion. Leipzig 1891, p. 251. H. Lotze. Mikrokosmus. Leipzig 1858, p. 58.

24) J. B. de Lamarck und der Einfluss seiner Deszendenztheorie von 1809 bis 1859. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie, Bd. XVIII, Stuttgart 1914. B. de Maillet, J. de Lamarck und Ch. Darwin. Biolog. Centralblatt, S. 505, Bd. XXXII, Leipzig 1912.

25) H. Burmeister. Zoonomische Briefe. Bd. I, 1856, Anm. S. 20.

lungstheorie der Spezies beim Übergange aus einer Schöpfung in die andere, welche von vielen namhaften Forschern vertreten wird." Bei A. Gaudry lesen wir: „Lorsque M. Darwin dans son livre sur l'origine des espèces a prétendu qu'il y avait des transformations il a repondu aux aspirations d'un grand nombre d'observateurs" [26]).

Grant Allen[27]), der seinen Landsmann Darwin durchaus zu schätzen wusste, bezeugte "On every side (p. 17) evolutionism, in its crude form was already in the air. Long before Ch. Darwin himself published his conclusive 'origin of species' every thinking mind in the world of science elder and younger was deeply engaged upon the self-same problem[28])." Darum konnten Darwin's Gedanken so schnell Eingang finden (l. c. S. 19). Weiter setzt Allen auseinander (l. c. S. 192), dass, wenn Darwin's Buch nicht erschienen wäre, wir doch alles das wissen würden, was wir heute wissen, dass wir auch alle von Darwin verteidigten Ideen ohne ihn kennen gelernt haben würden, aber sie würden dann beschränkt geblieben sein auf: "a small philosophical and influential band of evolutionary workers." Durch Darwin's Auftreten verbreiteten sie sich über die ganze Welt! Wir sind der Auffassung, dass letzteres wohl nicht durch Darwin selbst geschah, sondern durch ein zufälliges Zusammentreffen mit anderen Strömungen (unten S. 109). Auf S. 23 schrieb Grant Allen "that the theory of 'natural selection' was the only cardinal one in the evolutionary system on which Erasmus Darwin did not actually forestall his more famous and greater namesake" [29]). Das klingt ganz anders als Darwin's eigener Satz, den wir am Anfang dieser Arbeit brachten, in dem auch das Wort "forestall" benutzt wurde.

Asa Gray, Darwin's Freund, wies ausdrücklich darauf hin, dass viele wie Darwin, Hooker, de Candolle, Agassiz und er selbst, jeder selbständig in der gleichen evolutionistischen Richtung nach einer Erklärung suchten [30]). Dazu rechnete er auch Dana[31]). Lyell sprach die gleiche Überzeugung aus nach seinem Besuche bei O. Heer[32]).

26) A. Gaudry. Animaux fossiles de l'attique. Paris 1862.

27) Grant Allen. Charles Darwin, English worthies edited by Andrew Lang. London 1885.

28) Hierzu auch E. Krause (C. Sterne). Charles Darwin und sein Verhältnis zu Deutschland. Darwinistische Schriften. 2. Folge, Bd. 6, Leipzig 1885, p. 91 u. 92.

29) l. c. p. 23. Hiermit stimmt E Th. Clodd, Pioneers of evolution. London 1897, p. 104, überein, der Allen's Buch "excellent little monograph" nennt.

30) Letters of Asa Gray, 1893. To Dana 13. Dec.. 1856, p. 424.

31) Letters of Asa Gray, 1893, 7. Nov. 1857.

32) Ch. Lyell. Life letters and journals, Vol. II, p. 246, London 1881. Oswald Heer. Lebensbild eines Naturforschers von K. Schröter. Zürich 1885, p. 349.

A. Newton[33]) schrieb: "There was among naturalists during the second quarter of the nineteenth century a feeling of dissatisfaction with respect to current ideas concerning the origin of species, accompanied in many cases with one of expectation that a solution might soon be found." Gleiches besagen Dewars[34]) Worte: "As we have seen the theory was enunciated at the psychological moment, at the time when zoological science was ripe for it. Most of the leading zoologist were evolutionist at heart and were only too ready to accept any theory which afforded a plausible explanation of what they believed to have occurred. Hence the rapturous welcome accorded to the theory of natural selection by the more progressive biologists." Hier ist Dewar nicht ganz genau. Freudig begrüßt wurde die große Materialsammlung Darwin's, wodurch die Lehre der Variabilität besser begründet und so die Deszendenztheorie gestützt wurde. Die Erklärung aber, welche er zu der Deszendenztheorie gab, also "natural selection" wurde als formbestimmender Faktor nicht allein von allen bedeutenden Forschern des Kontinents verworfen[35]), sondern auch von den meisten seiner englischen Freunde mit Ausnahme Hooker's[36]). Darauf will ich jetzt nicht näher eingehen. Jauchzend begrüßt wurde aber gerade die rein materiell gedachte "natural selection" von einer anderen Gruppe, die wir weiter unten erwähnen werden.

In seinem Buche Darwiniana[37]) schrieb Asa Gray (p. 238): "A notable proportion of the more active minded naturalists had already come to doubt the received doctrine of the entire fixity of species and still more than that of their independent and super-

33) Macmillians magazine Febr. 1888, p. 241 nach Judd, l. c.

34) D. Dewar, F. Finn. The making of species. London 1909, p. 3.

35) Ich nenne einstweilen K. E. von Baer, Bronn, Köllicker, Nägeli, Virchow. Vergl. Krause l. c.

36) Über die Differenzen zwischen Darwin und seinen Freunden Wallace, Lyell und Asa Gray vergleiche: E. Krause. Ch. Darwin und sein Verhältnis zu Deutschland. Leipzig 1885, S. 128, 133, 146. Asa Gray. Letters 1893, 18. Febr. 1862, 20. April 1863, 7. Juli 1863. Asa Gray. Natural science and religion. New York 1880, p. 48, 72. J. Marcou. Life letters and works of Agassiz, New York 1896, p. 117. Ch. Lyell. Principles of geology, 10 ed. 1868, II, p. 613. Life letters journals. London 1881, II, p. 363, 365, 366, 442. E. Th. Clodd. Pioneers of evolution, 1897, p. 133, 149. R. Wallace. Contributions to the theory of natural selection, London 1870. Für Huxley vergleiche: Life and letters of Huxley, 1900, I, S. 173 und Radl, l. c., II, S. 156. Weiter: Une victime du Darwinisme. Revue des deux mondes. 15. Dec. 1900. E. B. Poulton. Essays on evolution. Oxford 1908, p. 201—202. Clodd. l. c., p. 22, 90, 92. Für Herschel vergleiche W. May. Wissenschaftliche Rundschau, Heft 18, 1911—1912. G. J. Romanes kehrte ganz in den Schooß der Kirche zurück. Life and letters of Romanes, London 1896, am Schluss.

37) Darwiniana. Essays and reviews pertaining to Darwinism. New York 1876.

natural origination." Schleiden behauptete: „Die[38]) hier gegebene historische Übersicht wird wohl jedem klar machen, dass die Darwin'schen Lehren nur dem mit der Wissenschaft gänzlich unbekannten als etwas Neues und Unerhörtes erscheinen konnten." Bei A. de Candolle lesen wir: „Il y a[39]) des notions très importantes qui se répandent spontanément et qui s'imposent pour ainsi dire à une certaine époque sans qu'on puisse les attribuer à tel ou tel individu. C'est le cas de la transformation des êtres organisés dans la série des temps, qui était déjà admiré implicitement, de quelque manière, par la plupart des naturalistes, comme un fait incompréhensible, lorsque l'idée neuve de la sélection offrant un moyen d'explication vient donner à la théorie un appui très important." Schon im Jahre 1855 hatte De Candolle die Frage, ob neue Formen aus den früheren entstehen oder geschaffen wurden, als die große Frage der Naturgeschichte des 19. Jahrhunderts bezeichnet[40]). G. Jäger nannte sie „diese Jahrhunderte alte Streitfrage"[41]). Sehr bezeichnend schrieb auch D. Wetterhahn. „Auch hieraus[42]) ist ersichtlich, dass Darwin's Buch keineswegs wie ein Blitz aus heiterem Himmel in die im Immunitätsglauben ruhende wissenschaftliche Welt gekommen ist." Der beste Beweis hierfür ist wohl der buchhändlerische Erfolg, der nicht nur Darwin's Werk, sondern auch den älteren echt evolutionistischen Werken von Ch. Lyell (Principles of geology) und von R. Chambers (Vestiges of Creation) zufiel.

Der erste Band von Lyell erschien 1829 und wurde in 1500 Exemplaren aufgelegt, nach 3 Monaten waren bereits 650 Exemplare verkauft. Mit dem zweiten Bande erschien denn auch 1832 eine neue Auflage des ersten Bandes, und mit dem dritten Bande eine zweite Auflage des zweiten Bandes. 1834 wurde das ganze dreibändige Werk von neuem verlegt. In 10 Jahren erschienen so sechs Auflagen und im ganzen zwölf Auflagen[43]). Die Vestiges of Creation erlebten von 1844—1853 zehn Auflagen. Es war denn auch wohl kein Zufall, dass Darwin in dem Erscheinungsjahr der Vestiges (1844) seinen ersten kurzen Entwurf vom Jahre 1842

38) Der Darwinismus und die mit ihm zusammenhängenden Lehren. Unsere Zeit, 1869, p. 264.

39) Histoire des sciences et des savants. Genève 1882, 2e ed., p. 481. Ähnlich in seinem Artikel „Darwin". Arch. des sciences de la bibliothèque universelle, T. VII, Mai 1882.

40) A. de Candolle. Géographie botanique raisonnée 1855. Einleitung.

41) Schriften zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien. Bd. I, 1862, S. 81—110.

42) D. Wetterhahn, Beiträge zur Geschichte der Entwicklungslehre in Kosmos, Bd. 16, 1885, S. 410.

43) J. W. Judd. The coming of evolution. Cambridge 1910.

(35 Seiten) zu einem neuen Entwurf von 230 Seiten ausdehnte[44]). Wir wissen ja, dass Darwin die Vestiges eifrig studiert hat[45]). Über den großen Einfluss, den dieses Buch auf Darwin ausübte, handelte besonders Judd[46]). Allerdings verurteilten die englischen Autoritäten das Buch Chambers ebenso wie Sedgwick, Whewell, Buckland, Henslow, de la Beche das Buch Lyell's verurteilt hatten[47]). Es wirkt geradezu komisch, die abfälligen Kritiken auf erstgenanntes Buch zu lesen von Leuten, die sich später auf Darwin's Seite stellten und gegen diesen dieselben Argumente hätten benutzen können, die sie gegen Chambers angeführt hatten[48]).

Zum Schluss noch das Zeugnis eines Mannes, der die Literatur wie wenige kennt:

Radl schreibt (l. c. S. 113): „Nicht bei allen lautet die Antwort auf die Frage nach der Entwickelung ganz gleich, aber ihre positiven Antworten sind da nebensächlich, das wichtigste ist, dass fast alle großen Biologen aus den 30er und 40er Jahren des 19. Jahrhunderts mit Interesse entwickelungsgeschichtliche Fragen verfolgten."

Alle diese Autoren bezeugen also dasselbe, was ich mit meinem Namenverzeichnis bewiesen habe. Nun lese man oben nochmals Darwin's selbstgefälliges Eigenlob und die Worte Mantegazza's oder auch die folgende Stilprobe aus Haeckel: „Ein einziges kolossales Dogma[49]) beherrscht die gesamte Wissenschaft nach Art des drückendsten Absolutismus. Denn nur als ein kolossales Dogma, welches ebenso durch hohes Alter geheiligt und durch blinden Autoritätsglauben mächtig, wie in seinen Prämissen haltlos und in seinen Konsequenzen sinnlos ist, müssen wir hier offen die gegenwärtige immer noch herrschende Ansicht bezeichnen, dass die Spezies oder Art konstant und eine für sich selbständig erschaffene Form der Organisation ist." „Nur durch Annahme ‚einer völligen Verstumpfung der Organe des Anschauens' begreift man, wie dieses in sich hohle und widerspruchsvolle Dogma 130 Jahre hindurch fast unangefochten bestehen und wie dasselbe nicht allein die Masse der gedankenlosen Naturbeobachter, sondern auch die besten und denkendsten Köpfe der Wissenschaft beherrschen konnte." „Einem

44) Judd. l. c. p. 121—122. Ch. Krause. Darwin und sein Verhältnis zu Deutschland. Leipzig 1885, S. 69—70.

45) Fr. Darwin. Life and letters of Ch. Darwin I, S. 302, Anm. New York 1887.

46) l. c. S. 73, 74, 81, 103, 150.

47) Judd. l. c. p. 70, 72.

48) Siehe Th. Huxley, Scientific memoirs. Supplementary volume p. 21. Für Herschel vergleiche A. R. Wallace, The wonderful century p. 377—378. London 1898, 1903.

49) Generelle Morphologie. Berlin 1866, Bd. I, S. 90.

Götzen gleich steht allmächtig und allbeherrschend dieses paradoxe Dogma da."

So schrieb man Geschichte! Das hat man dem Volke und einer Generation von jungen Gelehrten eingelöffelt! Warum? Nun, weil der Darwinismus, wie C. Vogt[50]) bezeugte, „zu einer Religion geworden war, auf die der Darwinist ebenso schwörte wie ehemals die Gläubigen auf die Bibel und den Koran." Darum musste natürlich auch alles richtig sein, was Darwin in selbstgefälliger Weise über sich selbst und sein Werk geäußert hatte. Darum musste Darwin zum unantastbaren Heiligen kanonisiert werden. — Auch das Tatsachenmaterial, auf welches Darwin sich bei seinen Spekulationen stützte und die wichtigsten sich daran anschließenden Verallgemeinerungen waren schon vor Darwin gesammelt und bekannt, wenn er auch eine ganze Reihe höchst wichtiger Beobachtungen hinzufügte. Darauf will ich jetzt nicht eingehen, ich hoffe später darauf zurückzukommen. Ich will hier einstweilen nur darauf hinweisen, dass man das Material zu einem Buche wie die "Origin of species" bereits bei Meckel[51]), Bronn[52]) und Carpenter[53]) vorfinden konnte. Originell in Darwin's Zusammenstellung war nur[54]) der Gedanke, dass der schon vielfach erörterte Kampf ums Dasein nicht nur das ungeeignete ausmerze, sondern auch neue Formen aus der unbegrenzt gedachten Variabilität hervorrufen könne. In dieser "Natural selection" genannten Idee sah Darwin aber selbst nicht das Hauptziel seiner Tätigkeit, denn er schrieb[55]): "Hence if I have erred in giving to natural selection great power, which I am far from admitting, or in having exaggerated its power, which is in itself probable, I have at least, as I hope, done good service in aiding to overthrow the dogma of separate creations[56]).

50) Des Darwinisten Zweifel. Frankfurter Zeitung, 1875. Radl. l. c., II, S. 170.

51) J. F. Meckel. System der vergleichenden Anatomie. 1821, Bd. I.

52) H. G. Bronn. Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze. Leipzig 1858. Untersuchungen über die Entwickelungsgesetze der organischen Welt. Stuttgart 1854. Nach R. Burckhardt (Geschichte der Zoologie, S. 114. Leipzig 1908) gehören sie zu den wichtigsten Vorarbeiten, auf denen Haeckel fußte.

53) W. B. Carpenter. Principles of general and comparative physiology, 1839, 1841, 1854.

54) Das versichert auch E. Häckel. Generelle Morphologie 1866, II, p. 165 und Natürliche Schöpfungsgeschichte, 9. Auflage, S. 107, 108. Weiter A. R. Wallace. Darwinismus. Darstellung der Theorie der natürlichen Zuchtwahl. 1889, im Vorwort. F. Rolle. Charles Darwin's Lehre von der Entstehung der Arten. Frankfurt 1867. C. Naegeli. Entstehung und Begriff der naturwissenschaftlichen Art. München 1865, S. 16, Anmerk. Grant Allen in Fortnightly Review 1897, vol. 61, p. 254. W. A. Locy. Biology and its makers. New York 1908, p. 346—348. M. Hoernes. Natur und Urgeschichte des Menschen. Wien 1909, S. 46.

55) The descent of man. London 1871, Vol. I, p. 153.

56) Vergl. Asa Gray an Darwin. July 21, 1863. "But as you say now, you don't so much insist on natural selection if you can only have derivation of species." Dasselbe Fr. Darwin: Charles Darwin. 1892, p. 246.

Wir haben oben gesehen, dass dieses Dogma der Systematiker unter den Naturforschern schon längst seinen Einfluss verloren hatte. Um dieses zu bekämpfen, brauchte kein Darwin mehr zu kommen. Niemand nahm es ihm übel, dass er nochmals dieses längst verblichene Dogma angriff und dies weit kräftiger als seine Vorgänger tat, wodurch die Variabilität der Art über allen Zweifel erhoben wurde. Was man an ihm verurteilte, war, dass er viel zu viel mit seiner ja an und für sich nicht abzuleugnenden "natural selection" und so alles mechanisch erklären wollte. Übrigens ist es ja richtig, dass er obengenanntes Dogma, das auch heute bei Theologen und Laien noch wohl bekannt ist, bei vielen von diesen umgestoßen hat, gleichzeitig mit dem Glauben an die gesetzgebende Kraft des Buchstabens der Bibel für Erscheinungen der Natur. Nicht aber durch eigene Kraft gelang ihm letzteres, sondern durch den deutschen philosophischen Materialismus. Dieser war von dem agnostischen Positivismus von Comte[57]) und von Feuerbach's Kritik der Religion ausgegangen und von Strauss, Büchner, C. Vogt, Moleschott u. a.[58]) propagiert worden, denen sich Huxley mit seinem Agnostizismus anschloss. Es ging diese Strömung zum Teil aus dem Abscheu gegen den Idealismus der Naturphilosophie hervor.

Diese Materialisten[59]) fanden in den Lehren Darwin's geeignetes Material für ihre Naturbetrachtungen, zumal es nach ihrer Auffassung diesem Engländer gelungen war, an die Stelle der übernatürlichen Kraft eines Schöpfers oder der Zweckmäßigkeit das mechanisch wirkende Selektionsprinzip oder die blinde Notwendigkeit zu stellen[60]). Darwin's Arbeit wurde dann aber besonders durch Haeckel ausgenutzt zum Ausbau seiner monistischen Religion, zu deren Dogma[61]) sie gehört[62]). Zwar interessiert dieses Dogma, wie überhaupt jedes

57) R. Mackintosh. From Comte to Benjamin Kidd. London 1899.

58) Vergleiche: E. Dacqué. Der Deszendenzgedanke und seine Geschichte. S. 111, München 1904. Manche von den damaligen Materialisten wollten übrigens anfangs auch nichts von Darwin wissen. Vergl. Wetterhahn in Kosmos, 1885, S. 405—408 und E. Löwenthal. Herr Schleiden und der darwinistische Arten-Entstehungs-Humbug. Berlin 1864.

59) L. Weiß. Der Streit über die Berechtigungen der Realschulen beleuchtet durch die Untersuchung der Frage: Was ist Naturwissenschaft? Ruhrort 1869.

60) J. Moleschott in seinen Vorträgen (C. R. Darwin, Denkrede, Vorträge, Gießen 1883, S. 19) zeigte den Anschluss der Materialisten an Darwin.

61) Von einem Dogma spricht auch E. Dacqué. Der Deszendenzgedanke und seine Geschichte. München 1904, S. 118. C. v. Nägeli. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884. Einleitung, S. 6. „Die Lehre wurde dogmatisiert, systematisiert, schematisiert." B. Erdmann. Über den modernen Monismus. Deutsche Rundschau März 1914. S. 325 „Neues Evangelium", S. 327 „religiöse Grundstimmung", S. 328 „religiös Gesinnten".

62) Dass Darwin sich stets mehr an diese Partei anschließen musste, zeigte Krause. Charles Darwin und sein Verhältnis zu Deutschland. Leipzig 1885,

Dogma, den Naturforscher als solchen nicht direkt, aber es hat die Naturwissenschaft sehr unter dieser Strömung gelitten, da sie, wie schon Sachs hervorhob[63]), dadurch zu einer rein deduktiven Wissenschaft wurde, also ganz wie im Mittelalter, wenn auch in anderer Weise.

Vielleicht wird die neue Zeit eine Losringung aus diesem von England ausgegangenen Einfluss und eine Rückkehr zur induktiven Methode bringen. Dann wird man auch Darwin's Beiträge zur Naturforschung, aber entkleidet von dem ihnen besonders von seinen Freunden umgehängten halb philosophischen, halb religiösen Mantel, richtiger einschätzen und verwerten können. Es war in den vergangenen Jahrzehnten ja fast unmöglich geworden, Darwin's Arbeiten an sich und rein sachlich zu betrachten und es wurde schon öfter darauf hingewiesen, dass Darwin zu dem Stoßseufzer berechtigt gewesen wäre: „Gott beschütze mich vor meinen Freunden, mit meinen Feinden will ich schon selbst fertig werden“ [64]). Das Schicksal teilt er mit Goethe. Beide trifft aber auch dieselbe Schuld. Denn ebensowenig wie Goethe sich kräftig gegen die Auswüchse seiner Naturphilosophie widersetzte, tat dies Darwin in bezug auf seine deutschen oben aufgezählten Freunde und seinen Trabanten Huxley, deren naturphilosophische Werke er zitierte und rühmte.

Der französische Naturphilosoph Serres behauptete schon vor Darwin: „L'univers est expliqué et nous le voyons, c'est un petit nombre de principes généraux et féconds qui nous en ont donné la clef!“

So etwas könnte Haeckel auch geschrieben haben! Man nahm eben alles vorweg, woran noch Jahrtausende arbeiten müssen. Das hatte zur Folge, dass man die Tatsachen der Theorie zur Liebe fälschte. Was der aus deutscher Schule hervorgegangene Cuvier, ein Joh. Müller, Nägeli, v. Baer, Bronn u. a. geleistet haben, wird stehen bleiben, und auf diese sollte die deutsche Wissenschaft zurückgreifen. Von dem aber, was nach 1860 geschah, wird sehr viel von neuem untersucht werden müssen, weil man mit Siebenmeilenstiefeln gehen wollte und die Theorie mehr liebte als die Tatsachen. Ich glaube, dass wir die Nachwirkungen dieser bösen Periode am besten überwinden durch ein „ignoramus“ und nun tüchtig weiter arbeiten, nicht um in amerikanischer Weise in Erstaunen zu setzen, sondern um wirklich gutes Material zu liefern.

S. 166. Die darwinistischen Schriften Krause's wie der Kosmos propagierten diese Richtung.

63) J. Sachs. Geschichte der Botanik. München 1866, p. 184—185.

64) Difficulties of the theory of natural selection. The mouth 1869, S. 142. Westminster review, Januar 1869.

Dabei braucht man aber die großen Ziele und die vorhandenen Theorien gar nicht aus den Augen zu verlieren. An ein hoffnungsloses „ignorabimus“ sollte niemand denken! Der ernste Forscher soll heute in bezug auf Theorien hemmen und kritisieren und zu weit gehende Schlüsse einschränken. Besonders in dieser Zeit der Reklame! Ab und zu ist es ja auch wieder gut, wenn einer einmal eine gewagte Hypothese ausspricht, wir können ja nicht ohne Arbeitshypothesen auskommen, aber man soll sie nicht dogmatisieren und vor allem nicht wieder in die Fehler der Schule verfallen, in der wir groß geworden sind, die das „L'univers est expliqué“ als Wahlspruch hatte.

## Emil Abderhalden: Abwehrfermente.

Das Auftreten blutfremder Substrate und Fermente im tierischen Organismus unter experimentellen, physiologischen und pathologischen Bedingungen. 4. Aufl. Berlin 1914, Springer. 404 + XV S., 55 Textfiguren und 4 Tafeln.

Die erste Auflage dieses Buches ist vor 2 Jahren erschienen und unter ihrem damaligen Titel „Schutzfermente“ an diesem Ort von A. Fodor, einem Mitarbeiter des Verf., besprochen worden. Die Grundgedanken A.'s, die ihn zu seinen Untersuchungen führten und die er durch diese bestätigt fand, sind dort klar wiedergegeben worden (Biol. Centralbl., 33. Bd., S. 105).

Nach genau 2 Jahren ist die 4. Auflage erschienen, der Umfang des Buches ist mehr als verdoppelt, das Verzeichnis der nach der 1. Auflage erschienenen Arbeiten, die das neu eröffnete Feld beackern, umfasst allein 335 Nummern und ist nach des Verfassers Angabe nicht einmal ganz vollständig. Es ist das wohl ein buchhändlerischer und anregender Erfolg, wie er im Gebiet der reinen Wissenschaft (die medizinischen Heilmittel beiseite gelassen) noch nicht da war. Dieser äußere Erfolg beruht gewiss zu sehr großem Teil darauf, dass die neuen Theorien und Methoden, wenn auch keine therapeutische, so doch diagnostische Anwendbarkeit in der praktischen Medizin in Aussicht stellten.

Fragen wir nun, welche Fortschritte durch diese emsige Tätigkeit erreicht sind, so finden wir die Theorien des Verfassers unverändert; auch die Namensänderung, die damit begründet wird, dass die Bezeichnung als „Abwehrfermente“ nicht die Behauptung enthalte, dass die neu, gegen blutfremde Stoffe gerichteten Fermente jedesmal einen wirklichen Schutz darstellten, ist nicht wesentlich. Eine Fortbildung seiner Anschauungen nach den vielfachen, großenteils klinischen Untersuchungen ist aber die Vorstellung, dass ganz spezifische Fermente gegen, sonst noch gar nicht definierte, Eiweißstoffe der einzelnen Organe und Zellformen auftreten; nach den Tierexperimenten, auf die sich die 1. Auflage hauptsächlich stützte, schienen die „Schutzfermente“ gerade nicht so spezifisch zu sein wie die Antikörper, die uns die Immunitätsforschung bis dahin kennen gelehrt hatte, und bei denen sich wohl die Art-

spezifität, aber nur ausnahmsweise Organspezifität nachweisen ließ. Eine befriedigende Aufklärung für dies verschiedene Ergebnis der ersten und der neueren Untersuchungen finden wir nicht und so scheint uns, trotz der ungeheuren darauf verwendeten Mühe, das ganze Forschungsgebiet noch ganz im Bereich der Hypothesen zu liegen. A. betont selbst die Widersprüche zwischen den Ergebnissen verschiedener Untersucher und die sehr zahlreichen Fehlerquellen der Methoden und dass, infolge ungenügender Beherrschung derselben oder ungenügender Veröffentlichung, „der allergrößte Teil dieser Forschungen nicht vollwertig" sei. Er glaubt aber diejenigen als zuverlässig ansehen zu dürfen, die in Übereinstimmung mit den Untersuchungen in seinem eigenen Institut, die Zuverlässigkeit der Methode ergeben, insbesondere zur Diagnose der Schwangerschaft durch den Nachweis von Ferment im zirkulierenden Blut, das Plazentareiweiß abbaut. Andere von ihm unabhängige Forscher, und zwar auch solche, die einen wohlbegründeten Ruf als gewissenhafte physiologische Chemiker besitzen, waren aber nicht imstande, auf diesem als Prüfstein dienenden Gebiet, überhaupt nur verwertbare Ergebnisse zu erzielen. Dem Referenten erscheint daher die Zuverlässigkeit der A.'schen Methoden und damit die Grundlage seiner Lehre noch nicht sicher erwiesen. Auch die Ausführung, dass er zu den gleichen Ergebnissen mit zwei, voneinander unabhängigen Methoden (der Dialysier-Ninhydrinprobe und der „optischen Methode") gelangt sei, erbringt diesen Beweis nicht. Denn einmal gibt er selbst zu, dass diese beiden Verfahren gar nicht auf durchaus gleiche Fermente sich beziehen (einmal wird die Überführung durch Kochen koagulierten Eiweißes in dialysable Abbaustoffe nachgewiesen, das andere Mal eine Änderung des Drehungsvermögens an wässerigen Lösungen alkohollöslicher Peptone, also schon stark hydrolytisch abgebauter Eiweißstoffe), andererseits sind beide Verfahren gleich heikel und sehr vielen Fehlerquellen ausgesetzt, drittens ist die „optische Methode" nur erst selten und fast gar nicht außerhalb des Instituts des Verfassers angewendet worden. Erscheinen so die Grundlagen der Lehre durchaus nicht ganz gesichert, so fällt um so mehr auf, welche neue weittragende Folgerungen, freilich immer in hypothetischer Form, der Verfasser auf ihr aufbaut.

Die zweite Hälfte des Buches ist ausschließlich der Beschreibung des Untersuchungsverfahrens und seiner Fehlerquellen gewidmet. Hier sind auch, neben den zwei genannten, noch einige Verfahren beschrieben, die in besonderen Fällen oder zur weiteren Kritik der älteren gebraucht werden sollen, die aber, nach des Verfassers eigener Meinung, noch nicht zur völligen Zuverlässigkeit durchgebildet worden sind. Jedenfalls wird jeder, der sich mit diesem ebenso interessanten wie schwierigen Forschungsgebiet befassen will, diese neueste Auflage des Buches zum Führer wählen müssen. W.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Nürnberg, Roonstr. 13, einsenden zu wollen.**

**Bd. XXXV. 20. März 1915. № 3.**

Inhalt: **Wasmann**, Über Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung. — **Nachtsheim**, Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen? — **Polimanti**, Physiologische Untersuchungen über das pulsierende Gefäß von *Bombyx mori* L. — **Fischer**, Berichtigungen zu O. Prochnow's analytischer Methode bei den Temperaturexperimenten mit Schmetterlingen. — **Schneider**, Die rechnenden Pferde. — Sedgwick und Wilson, Einführung in die allgemeine Biologie.

## Über Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung[1].

(Zugleich 208. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

**Von E. Wasmann S. J. (Valkenburg, Holland).**

Schon 1910 (Biol. Centralbl. XXX, Nr. 13, S. 457) habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass unter den fünf verschiedenen Erklärungsversuchen für die bisher bekannten anormal gemischten Kolonien aus Rassen der *rufa*-Gruppe (*rufa-truncicola*, *pratensis-truncicola*, *rufa-pratensis*) auch die Kreuzungshypothese berücksichtigt werden muss, um zu einem allseitigen Verständnis der sehr mannigfaltigen tatsächlichen Befunde zu gelangen. Beispiele für die übrigen Erklärungen durch primäre oder sekundäre Allometrose in ihren verschiedenen Formen der Allianz- und Adoptionskolonien etc. wurden dort bereits angeführt. Bei Besprechung der Kreuzungshypothese wurde bemerkt, dass wegen der früheren Er-

1) Eine vollständigere Behandlung dieses Themas wird gegeben werden im II. Bande des im Druck befindlichen Buches „Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen". 2. Aufl., Münster i. W. 1915.

scheinungszeit der geflügelten Geschlechter von *rufa* und *pratensis* gegenüber jenen von *truncicola* die Kreuzungsmöglichkeit zwischen den beiden ersteren Rassen eine weit größere ist als zwischen ihnen und *truncicola*, und dass hieraus auch die größere Häufigkeit der *rufo-pratensis*-Kolonien im Vergleich zu den *rufo-truncicola*- und den *truncicolo-pratensis*-Kolonien ganz zwanglos sich erklären lasse. Ich fügte ferner damals schon bei: „Da nach den Mendel'schen Gesetzen der Rassenhybriden in der zweiten Hybridengeneration eine Spaltung der elterlichen[2]) Merkmale eintritt, könnten die aus Kreuzung von *rufa* und *truncicola* oder *truncicola* und *pratensis* stammenden Kolonien sogar Arbeiterinnen beider Formen scharf getrennt enthalten, ohne dass wir deshalb genötigt wären, auf die Anwesenheit von Königinnen beider Rassen, also auf Allometrose, in jener Kolonie zu schließen."

1. Ein solches Beispiel bietet die in jener Arbeit von 1910 (S. 459) provisorisch in Klammern erwähnte *pratensis-truncicola*-Kolonie bei Luxemburg, über welche die Beobachtungen und die genauen Untersuchungen der Nestbewohner noch nicht abgeschlossen waren. Ich glaubte sie damals für eine stark geschwächte *pratensis*-Kolonie halten zu sollen, in welcher nachträglich auch eine Königin der Bastardform *truncicolo-pratensis* Aufnahme gefunden hatte. Diese Erklärung musste ich jedoch seither bei näherer Prüfung der tatsächlichen Verhältnisse, die hier für die Mendel'sche Hypothese ohne Zuhilfenahme einer Allometrose sprechen, wesentlich ändern, wie sich aus dem folgenden Berichte ergibt.

Die gemischte Kolonie wurde am 12. April 1910 auf dem Südabhang von Schötter-Marial bei Luxemburg-Stadt von mir und meinem Kollegen H. Klene S. J. entdeckt und als *truncicola*-Kolonie Nr. 19[3]) in mein stenographisches Tagebuch eingetragen. Leider war sie Ende Juni (während meiner Abwesenheit in Lippspringe) vollständig ausgewandert und wurde nicht wiedergefunden. Die Kämpfe mit einer benachbarten starken *Polyergus*-Kolonie (Nr. 7[4]), mit *rufibarbis* und *glebaria* als Sklaven) hatten sie wahrscheinlich vertrieben.

Jene *pratensis-truncicola*-Kolonie hatte ihr Nest unter einem großen Stein und war verhältnismäßig schwach; ein Haufenbau über dem Steine war nicht vorhanden, woraus zu schließen ist, dass die Kolonie noch relativ jung war. Die Gesamtzahl der Ar-

2) Richtiger muss es heißen der „großelterlichen Merkmale," da es ja um die $F^2$-Generation sich handelt, und die elterlichen Unterschiede in der $F^1$-Generation manchmal gar nicht zur phänotypischen Erscheinung kommen.

3) Im III. Teil der „Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg" (Arch. trimestr. Inst. Grand-Ducal IV., fasc. 3 u. 4, 1909) schließt die Statistik der *truncicola*-Kolonien bei Luxemburg-Stadt mit Nr. 16 (S. 32).

4) Ebenfalls im III. Teil der „Ameisen v. L." noch nicht enthalten.

beiterinnen, die ich während meiner Besuche in diesem Neste sah, betrug höchstens 250. Unter diesen waren etwa $^1/_5$ reine *truncicola* (von 5—8 mm), $^4/_5$ reine *pratensis* (von 4,5—8 mm); Übergänge zwischen beiden Rassen waren bloß spärlich und in schwachem Grade vorhanden, indem nur einige wenige *truncicola* (von 5—6 mm) auf Kopf und Rücken einen Anflug von grauschwarzer *pratensis*-Färbung zeigten[5]). Entflügelte Weibchen fand ich bei mehreren aufeinander folgenden Untersuchungen des Nestes im ganzen 12. Es waren sämtlich *pratensis*-Königinnen von verschiedener Größe (8,5—10 mm), aber mit weniger mattem Rücken und Hinterleib als die Normalform, durch stärkeren Glanz (besonders des Hinterleibes) und schwächere Pubescenz einen deutlichen *rufa*-Einschlag verratend — aber nicht so stark glänzend wie *rufa!* —, während die Färbung ganz den dunklen *pratensis*-Charakter hatte, sowohl am Rumpf wie an den Extremitäten; nur ein Individuum mit ein wenig helleren, teilweise braunroten Beinen war darunter[6]). Meine anfängliche Annahme, dass auch eine echte, hellgefärbte *truncicola*-Königin im Neste sich befinde, musste ich bei wiederholter sorgfältiger Untersuchung des Nestes als irrtümlich aufgeben. Auch eine als solche phänotypisch erkennbare Bastardkönigin *truncicolo-pratensis* war nicht zu finden.

Wie ist die sonderbare Mischung dieser Kolonie und der scheinbare Widerspruch zwischen dem phänotypischen Charakter der Weibchen und der Arbeiterinnen in derselben zu erklären? Meines Erachtens haben wir hier einen interessanten Fall Mendel'scher Kreuzung vor uns, der folgendermaßen zu deuten ist:

Die zahlreichen entflügelten Weibchen im Neste gehörten wahrscheinlich der ersten Tochtergeneration ($F^1$), einer Kreuzung zwischen einem *truncicola*-♂ und einem *pratensis*-♀ an und folgten daher dem „Uniformitätsgesetz", indem sie sämtlich phänotypisch untereinander gleich waren. Zugleich zeigten sie „totale Dominanz" der dunklen *pratensis*-Färbung über die „völlig rezessive" helle *truncicola*-Färbung (Dominanz von Schwarz über Rot), verbunden mit einem scheinbar neuen, in Wirklichkeit aber atavistischen Einschlag[7]) von *rufa*-Skulptur. Ein Teil der im April 1910 vor-

5) Individuen mit angedunkeltem Rücken findet man übrigens unter den mittleren und kleineren Arbeiterinnen auch in reinen, ungemischten Kolonien von *truncicola*.

6) 6 Königinnen und mehrere Dutzend Arbeiterinnen aus dieser Kolonie befinden sich in meiner Sammlung. Der Färbungsgegensatz zwischen den hellroten Arbeiterinnen von *truncicola* und den fast schwarzen von *pratensis* ist sehr auffallend.

7) Solche atavistische Rückschläge sind in der ersten Filialgeneration von Rassenkreuzungen im Pflanzen- wie im Tierreich bekanntlich oft beobachtet, z. B. das Wiederauftreten der Wildfärbung bei Kreuzung von andersfarbigen Mäuserassen. Siehe die Werke von Bateson, Baur, Goldschmidt, Haecker u. s. w. Diese

gefundenen *pratensis*-Arbeiterinnen — vielleicht die Hälfte derselben oder $^2/_5$ der gesamten Arbeiterzahl — gehörte wahrscheinlich ebenfalls der $F^1$-Generation an; auch bei ihnen dominierte daher die dunkle *pratensis*-Färbung total über die helle *truncicola*-Färbung, d. h. es waren keine *truncicola* unter ihnen. Ein eventueller Skulptureinschlag von *rufa* konnte bei den Arbeiterinnen[8]) ohnehin nicht so deutlich sichtbar werden wie bei den Weibchen.

Aus der Paarung von in jenem Neste erzogenen Männchen der $F^1$-Generation mit Weibchen der nämlichen Generation[9]) ging dann 1909 durch Inzucht die zweite Tochtergeneration ($F^2$) hervor, in welcher nach dem „Spaltungsgesetz" die Komponenten des großelterlichen Eigenschaftspaares in den verschiedenen Gruppen der Enkel getrennt zutage treten. Nach dem Spaltungsgesetz bei Monohybriden haben wir hier wegen der Dominanz von *pratensis* über *truncicola* das phänotypische Verhältnis von 3 : 1 zu erwarten, d. h. auf eine *truncicola*-Arbeiterin kamen drei *pratensis*-Arbeiterinnen[10]). Für die Richtigkeit dieser Erklärung spricht auch der Umstand, dass unter den *truncicola*-Arbeiterinnen trotz ihrer geringen Zahl sich relativ mehr große Individuen befanden als unter den *pratensis*, wo die mittleren und kleinen weit überwogen; die größten Arbeiterinnen sind aber als der jüngeren Generation angehörig zu betrachten, da bei *Formica* die Größe der Arbeiterinnen von der ersten Generation an zunimmt[11]). Die Gesamtzahl der Arbeiterinnen beider Generationen $F^1$ und $F^2$ musste daher aus $^4/_5$ *pratensis* und $^1/_5$ *truncicola* sich zusammensetzen, wie es die Befunde von 1910 zeigten. Leider konnte wegen des Verschwindens der Kolonie die Entwickelung der Ende April zahlreich vorhandenen Eierklumpen nicht verfolgt werden. Unter den frisch entwickelten

---

„Hybridatavismen" sind nach Abel die einzigen bisher experimentell bestätigten Entwickelungsrückschläge. Vgl. die Diskussion über das Thema „Atavismus" in den Verh. d. Zool. Bot. Gesellsch. Wien vom 26. Febr. und 12. März 1913 (Verh. 1914, Heft 1 u. 2).

8) Einige der betreffenden kleinen bis mittelgroßen (5—6,5 mm langen) *pratensis* jener Kolonie zeigen allerdings eine schwächere, *rufa*-ähnlichere Behaarung als die übrigen, namentlich als die größeren Exemplare aus demselben Neste (in meiner Sammlung).

9) Wahrscheinlich waren nicht alle die zahlreichen entflügelten Weibchen von 1910 befruchtet, sondern nur eines oder zwei. Sonst hätte die Zahl der Arbeiterinnen eine größere sein müssen; auch war der Hinterleib der meisten Arbeiterinnen nur schmal, besonders der kleineren. — Die Fortpflanzung durch Inzucht (Paarung in oder nahe bei dem Neste) kommt bei *rufa* und *pratensis* nicht selten vor.

10) Beide Rassen sind relativ (im Vergleich zu *rufa*) stark behaart. Bei *truncicola* sind die abstehenden Haare gelb, bei *pratensis* grau.

11) Es kommt hierbei nicht so sehr auf das Alter der Königin an wie auf jenes der Kolonie. Eine junge Königin erzeugt in einer bereits einigermaßen erstarkten Kolonie schon in der ersten Generation größere Arbeiterinnen, weil die Ernährungsbedingungen der Larven günstigere sind.

Ameisen hätten sich die Prozentverhältnisse von *pratensis* und *truncicola* genau feststellen lassen.

2. Es ist dies wohl der erste Versuch, die Mendel'schen Gesetze auch auf die Rassenkreuzung bei Ameisen anzuwenden. Trotz der großen Schwierigkeiten, die hier der Beobachtung entgegenstehen, dürften doch weitere Forschungen die Richtigkeit der Mendel'schen Theorie auch auf diesem Gebiete bestätigen. Manche der bisher für Allianzkolonien gehaltenen, aus Arbeiterinnen verschiedener Rassen derselben Art gemischten Kolonien von *Formica*, *Dorymyrmex*, *Pogonomyrmex*, *Messor* u. s. w. werden sich bei näherer Prüfung günstiger erweisen für eine Erklärung durch die Kreuzungshypothese. Auf einige in der Literatur verzeichnete Fälle möchte ich hier noch kurz aufmerksam machen.

Forel[12]) erwähnt eine volkreiche gemischte Kolonie von *truncicola* mit *pratensis*, die er am 30. April 1875 bei München fand. Die Arbeiterinnen umfassten außer einer großen Zahl reiner *truncicola* und reiner *pratensis* auch eine beträchtliche Menge (un bon nombre) von Übergängen zwischen beiden. Nähere Prozentverhältnisse sind leider nicht angegeben. Geflügelte Geschlechter waren um jene Jahreszeit nicht vorhanden, und das Nest wurde nicht näher auf die Königinnen untersucht. Ich vermute, dass es sich hier um eine Kolonie handelte, deren Königin der $F^1$-Generation aus einer Kreuzung zwischen *pratensis*-♂ und *truncicola*-♀ angehörte und durch Inzucht befruchtet war. Es wird dies durch die verschiedene Mischung jener Kolonie im Vergleich zu der von mir oben erwähnten vom April 1910 nahe gelegt. Je nachdem in der P-Generation das Männchen *truncicola* und das Weibchen *pratensis* ist oder umgekehrt, lässt sich wohl auch hier wie z. B. bei den Kreuzungen zwischen Goldhahn und Silberhenne (nach den Versuchen von Hagedoorn[13])) ein verschiedenes Spaltungsresultat erwarten. Für die Annahme einer Allometrose spricht die Mischung jener Forel'schen Kolonie nicht, da es zu unwahrscheinlich ist, dass eine reine *truncicola*-Königin mit einer reinen *pratensis*-Königin und mit einer Königin der „Var. *truncicolo-pratensis*" sich hier zusammengefunden haben sollte. Es sei übrigens bemerkt, dass letztere „Varietät" wohl überhaupt nur als eine Hybridform aufgefasst werden kann ebenso wie die „Var. *rufo-truncicola*" und die „Var. *cronicoloides* For." der *F. truncicola*. Wahrscheinlich gilt dasselbe auch für die sehr häufige „Var. *rufo-pratensis*" von *F. pratensis* und auch für manche der als eigene „Varietäten" oder sogar „Rassen" aufgestellten zwischen *F. fusca* und *rufibarbis* stehenden Formen.

12) Études myrmécol. en 1875, p. 27 (59) (Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. XIV).

13) Zitiert bei Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, S. 150.

Ein anderes Beispiel einer sehr wahrscheinlich Mendel'schen Kreuzung bietet eine aus *rufa* und *truncicola* gemischte Kolonie, die ich am 25. April 1889 bei dem Dorfe Panheel (bei Roermond, Holl. Limburg) fand[14]). Die ziemlich volkreiche Kolonie, deren Haufenbau um einen alten Strunk angelegt war, bestand aus ungefähr $^1/_4$ (25 %) *truncicola*-Arbeiterinnen und $^3/_4$ (75 %) *rufa*, mit ganz allmählichen Übergängen zwischen beiden; letztere bildeten beiläufig 25 % der Gesamtbevölkerung. Die größten Individuen waren ausschließlich reine *truncicola*; unter den mittleren waren einige ebenfalls reine *truncicola*, ferner zahlreiche Übergänge von der *truncicola*-Färbung zur *rufa*-Färbung und endlich reine *rufa*; die kleinen Arbeiterinnen hatten ausschließlich nur *rufa*-Färbung (Kopf oben ganz braun, Vorder- und Mittelrücken teilweise). Aber auch letztere zeigten (ebenso wie die übrigen *rufa* dieser Kolonie) in den zahlreichen, aber nur sehr kurzen, gelben Börstchen des Hinterleibs einen kleinen Einschlag von *truncicola*-Behaarung (nach den Exemplaren in meiner Sammlung). Geflügelte Geschlechter waren in dieser Jahreszeit nicht vorhanden[15]). Eine Königin wurde wegen des festen Strunkes nicht gefunden. Dass hier, wie ich bereits 1891 aussprach, ein Kreuzungsprodukt zwischen *truncicola* und *rufa* vorlag, dürfte ziemlich sicher sein. Die Königin dieser Kolonie gehörte wahrscheinlich der $F^1$-Generation an, und die Spaltung erfolgte in der von ihr abstammenden $F^2$-Generation im Verhältnis von: 1 *truncicola*: 1 *rufo-truncicola*: 2 *rufa*, also nach dem Spaltungsgesetz der Monohybriden. Theoretisch müsste das Verhältnis eigentlich lauten: 1 *truncicola*: 2 *rufo-truncicola*: 1 *rufa*. Aber bei partieller Dominanz von *rufa* über *truncicola* wird unter den *rufo-truncicola* der *rufa*-Charakter überwiegen, wodurch das obige phänotypische Verhältnis herauskommen würde.

Merkwürdig ist, dass diese Kolonie im September des nämlichen Jahres nur noch 5 % Arbeiterinnen der reinen *truncicola*-Färbung aufwies gegen 25 % im Frühjahr. Die im September durch Aussieben des Nesthaufens gefundenen Gäste waren die nämlichen wie bei *F. rufa*: *Dinarda Märkeli* Ksw., *Thiasophila angulata* Er., *Nototheeta flavipes* Grav., *N. anceps* Er., *Oxypoda haemorrhoa* Sahlbg., *Stenus aterrimus* Er. und *Formicoxenus nitidulus* Nyl.

14) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, 1. Aufl., 1891, S. 173 (Die 2. Aufl. ist im I. Bande von „Das Gesellschaftsleben der Ameisen" als Teil I mit derselben Paginierung enthalten, Münster i. W. 1915.)

15) In reinen *rufa*-Kolonien sind sie Ende April öfters schon zur Paarung fertig. Am 29. April 1890 sah ich bei Exaten bereits mehrere geflügelte Männchen und Weibchen und ziemlich viele entflügelte Weibchen von *rufa* auf Wegen umherlaufen. 1893 fand bereits am 17. und 18. April ein Paarungsflug von *rufa* statt. Die geflügelten Weibchen wurden jedoch nur auf Wegen laufend, nicht fliegend, angetroffen.

Eine ähnliche Zusammensetzung wie der Herbstbefund obiger Kolonie zeigte auch eine *rufo-truncicola*-Kolonie, die ich bei Derenbach im Luxemburger Ösling am 23. Mai 1906 fand[16]). Das Nest war in die Schieferplatten einer Mauer gebaut und über demselben erhob sich ein Haufen von *rufa*-Bauart. Unter den ca. 5000 Arbeiterinnen waren etwa 5% von reiner *truncicola*-Färbung, und zwar ausschließlich große Individuen; unter den übrigen großen Arbeiterinnen hatte ein Teil Übergänge zur *rufa*-Färbung; die mittleren und kleinen waren ausschließlich *rufa*, aber auch hier (wie im vorigen Falle von 1889) zeigte sich durch die gelben Börstchen namentlich der letzten Hinterleibssegmente ein leichter Einschlag von *truncicola*-Behaarung. Die Königin konnte wegen der festen Steinplatten der Mauer nicht gefunden werden. Geflügelte Geschlechter waren im Haufen nicht zu sehen. An der nämlichen Stelle hatte sich im August 1904 eine reine *truncicola*-Kolonie befunden, die jetzt durch die *rufo-truncicola*-Kolonie ersetzt war. Ich neigte deshalb 1910 (Biol. Centralbl. XXX, S. 458) zur Annahme, dass in jener *truncicola*-Kolonie nachträglich eine Königin von *rufa* oder von einer Bastardform *rufo-truncicola* aufgenommen worden sei. Gegenwärtig scheint mir jedoch, dass die Mischung jener Kolonie sich ohne Allometrose einfacher erklären lässt, durch die Kreuzungshypothese allein. Wenn die ursprüngliche Königin der Kolonie ein Bastardweibchen der $F^1$-Generation aus einer Kreuzung zwischen *rufa* und *truncicola* war, dann trat wegen des Uniformitätsgesetzes (bei Dominanz von *truncicola* über *rufa*) in der von ihr direkt abstammenden Generation noch keine Spaltung ein, sondern dieselbe hatte das Aussehen reiner *truncicola* (1904). Erst beim Auftreten der $F^2$-Generation (durch Paarung eines Weibchens der $F^1$-Generation mit einem Männchen derselben Kolonie) erfolgte die Spaltung in *truncicola*, *rufa* und Übergangsformen. Allerdings müssten wir dann wegen des starken Überwiegens der *rufa* 1906 für die $F^2$-Generation einen „Dominanzwechsel" annehmen.

Forel[17]) erwähnt eine aus der schwarzen und der gelben Varietät von *Dorymyrmex pyramicus* Rog. gemischte Kolonie aus Faisons in Nord-Karolina, welche mehrere, einige Meter voneinander entfernte Nester bewohnte, in denen die Arbeiterinnen sämtlich aus schwarzen *pyramicus* und gelben *pyramicus flavus* bestanden, und zwar ohne Übergänge zwischen beiden Färbungen. In einem der Nester, das er aufgrub, fanden sich sowohl Männchen und

16) Siehe „Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg" III, S. 20. Meine Begleiter P. H. Schmitz und V. Ferrant unterstützten mich bei der Untersuchung des Nestes.

17) Excursion myrmecologique dans L'Amerique du Nord (Ann. Soc. Ent. Belg. 1899), p. 422, und: Ebauche sur les moeurs des Fourmis de l'Amer. du Nord (Rivista d. Sc. biol. II, n. 3, 1900), p. 5 Sep.

Weibchen von *pyramicus* als auch Männchen von *pyramicus flavus*. Forel nahm daher hier eine Allianzkolonie an, entstanden durch eine Verbindung von befruchteten Weibchen beider Varietäten. Es kann aber auch ebensogut eine Bastardkolonie gewesen sein, deren Königin der $F^1$-Generation aus einer Kreuzung beider Varietäten angehörte und durch Inzucht befruchtet war; in der von ihr abstammenden $F^2$-Generation trat dann die Spaltung der Färbungscharaktere in die schwarze und gelbe Varietät wieder ein.

Wheeler[18]) fand bei Aguas Calientes in Mexiko im Dezember 1900 einen großen Nestkegel der „Ackerbauameise" *Pogonomyrmex barbatus* Sm., dessen Bewohnerschaft aus der typischen *barbatus*-Form mit schwarzem Kopf und Thorax und aus der ganz roten Var. *molifaciens* Buckl. zu ungefähr gleichen Teilen gemischt war, und zwar ohne Übergänge zwischen beiden Formen. Ein tieferes Aufgraben des Nestes war wegen des harten Bodens nicht möglich. Aber Wheeler glaubte, diese gemischte Kolonie in ähnlicher Weise wie die obenerwähnte von *pyramicus niger* und *flavus* für eine Allianzkolonie halten zu müssen, die aus der Verbindung zweier oder mehrerer Königinnen der beiden Varietäten entstand. Auch ich teilte früher diese Ansicht[19]). Heute scheint mir jedoch, dass der Befund Wheeler's ebensogut oder noch besser erklärlich ist, wenn wir annehmen, dass es um die $F^2$-Generation einer Bastardkolonie sich handelte, deren Königin der $F^1$-Generation aus einer Kreuzung zwischen beiden Varietäten angehört hatte. Die Mischung der Kolonie zu „ungefähr gleichen Teilen" aus Arbeiterinnen beider Färbungen stimmt allerdings nicht mit dem einfachen Mendel'schen Spaltungsgesetz bei Monohybriden. Es fehlt jedoch eine nähere Kontrolle der wirklichen Mischungsverhältnisse, und zudem gibt es auch Mendelfälle komplizierterer Art (mit Faktorenabstoßung etc.), wo das phänotypische Zahlenresultat 1 : 1 ist[20]).

Moggridge[21]) berichtet, dass er beim Öffnen eines großen *Messor*-Nestes bei Cannes in Südfrankreich die Kolonie zu ungefähr gleichen Teilen zusammengesetzt fand aus Ameisen, "which in colour and appearance might be said to represent the three forms structor, barbara and the redheaded variety of the latter. There were also a few ants with pale yellowish brown heads (Mentone and Cannes)". Diese Angabe klingt zwar stark mendelistisch, dürfte aber in ihrer Deutung große Vorsicht erfordern. Die Arbeiterinnen mit blass

18) The compound and mixed nests of American Ants 1901, Part. II, p. 723 (American Naturalist XXXV, Nr. 417).

19) Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. 1901—1902, S. 22—23, Sep. (Allgem. Zeitschr. f. Entomol. Bd. VI—VII).

20) Siehe z. B. Baur, a. a. O. S. 150.

21) Harvesting ants and trap-door spiders. London 1873, p. 64.

gelbbraunem Kopf, von denen ausdrücklich bemerkt wird, dass sie nicht bloß in diesem Neste, sondern auch anderswo sich fanden (Mentone und Cannes), scheiden offenbar aus als unausgefärbte Individuen. Wenn die übrigen Arbeiterinnen jener Kolonie wirklich aus den drei Formen: *Messor structor*, *barbarus* und der Varietät des letzteren mit hell blutrotem Kopfe zusammengesetzt war, so haben wir vielleicht die $F^2$-Generation einer Mendel'schen Kreuzung zwischen *barbarus* und *structor* vor uns; Näheres lässt sich darüber nicht sagen.

[Ich fand im März und April 1912 bei Gardone und an anderen Punkten der Umgebung des Gardasees zahlreiche Kolonien von *Messor barbarus structor*[22]) Var. *tyrrhenica* Em., aber nur sehr wenige von *Messor barbarus barbarus* Var. *nigra* André. Eine der letzteren Kolonien (31./3.) zeigte eine leichte Beimengung von Strukturelementen des *structor*. Die Bildung des Epinotums und der Fühlerbasis sowie die tiefschwarze, glänzende Färbung entsprach *barbarus niger*, aber bei den mittleren und großen Arbeiterinnen war der Kopf trotz des Glanzes viel deutlicher und dichter gestreift als bei der reinen *barbarus-niger*-Form derselben Gegend. Wenn bei jener Kolonie auch vielleicht ein Kreuzungsprodukt zwischen *barbarus* und *structor* vorlag, so lässt es sich doch nicht in Zusammenhang mit den Mendel'schen Gesetzen bringen.]

3. Diese der Ameisenliteratur entnommenen Andeutungen über Kolonien mit Mendel'scher Mischung werden hoffentlich dazu beitragen, dass die Myrmekologen ihre Aufmerksamkeit nicht bloß auf die aus verschiedenen Arten, sondern auch auf die aus verschiedenen Rassen oder Varietäten zusammengesetzten Kolonien richten und bei Erklärung der letzteren die Kreuzungshypothese und das Verhältnis der Befunde zu den Mendel'schen Gesetzen mehr berücksichtigen als bisher. Am günstigsten für diesen Zweck sind jene Kolonien, die aus Rassen von extrem kontrastierender Färbung wie *Formica truncicola* und *pratensis* gebildet sind, zumal hier auch die Übergangsformen zwischen beiden Rassen von den reinrassigen Individuen sich leichter unterscheiden lassen. Die tatsächlichen Mischungsverhältnisse der Arbeiterschaft des Nestes müssen auf ihre prozentuale Zusammensetzung möglichst genau geprüft werden, namentlich unter den frisch entwickelten Individuen. Dasselbe gilt auch für die geflügelten Geschlechter, wenn solche vorhanden sind. Ferner muss sorgfältig untersucht werden, welche Königinnen (bezw. welche alte, entflügelte Weibchen) vorhanden sind. Aus dem Vergleichen dieser drei Kompo-

22) In Emery's Fassung als Rasse von *barbarus* ausgedrückt. Vgl. dessen: Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarkt. Faunengebietes III. S. 437 ff. (Deutsch. Ent. Zeitschr. 1908).

nenten untereinander können sich dann die Anhaltspunkte zur Beurteilung eines Mendel-Falls ergeben. Unter den Arbeiterinnen können sich neben jenen der $F^2$-Generation, wo die Spaltung der großelterlichen Allelomorphen zutage tritt, auch noch solche der uniformen $F^1$-Generation finden. Unter den Königinnen können, wenn mehrere Jahre nacheinander Inzucht im Neste stattgefunden hat, solche der P-Generation (von welcher die Kreuzung ausging) neben solchen der $F^1$-Generation und der $F^2$-Generation etc. nebeneinander vorfinden. Wenn man also in einem solchen Neste beispielsweise eine reine *pratensis*-Königin, eine reine *truncicola*-Königin und eine ($F^1$-)Königin von *pratensis*-Färbung mit einem (atavistischen) Einschlag von *rufa*-Skulptur entdeckt, so darf man daraus noch nicht ohne weiteres auf Allometrose schließen, da es sich ja um Weibchen ein und derselben hybriden Generationsreihe handeln kann. Dadurch wird selbstverständlich auch die Aufklärung der Spaltungsverhältnisse in der tatsächlich vorliegenden Arbeiterschaft einer solchen Kolonie bedeutend erschwert. Weil die Spaltung der Charaktere erst in der $F^2$-Generation beginnt, kann die Beobachtung Mendel'scher Fälle in freier Natur überhaupt nur bei Kolonien einsetzen, deren Arbeiterschaft dieses Stadium erreicht hat. Hierdurch wird abermals die Deutung der Genesis der betreffenden Kreuzungsresultate erheblich schwieriger, weil man die Vorgeschichte der Kolonie nicht kennt.

Nur selten werden die Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage, ob eine Mendel'sche Spaltung vorliegt oder nicht, so günstig sein wie in der eingangs von mir beschriebenen Kolonie *pratensis-truncicola* von Luxemburg 1910. Da hier unter den zahlreichen tatsächlich vorgefundenen entflügelten Weibchen im Neste weder eine *truncicola*-Königin, noch eine reine *pratensis*-Königin, noch eine Zwischenform zwischen beiden, sondern lauter Weibchen von *pratensis*-Färbung mit einem Einschlag von *rufa*-Skulptur waren, während die Arbeiterschaft in einem Verhältnis von 4 : 1 aus scharf geschiedenen *pratensis* und *truncicola* bestand, war es hier ausgeschlossen, die Mischung der Kolonie durch Allometrose zu erklären, sei es nun auf dem Wege der Allianz zwischen den ursprünglichen Königinnen (primäre Allometrose) oder auf dem Wege der nachträglichen Adoption einer *truncicola*-Königin in dem *pratensis*-Neste (sekundäre Allometrose). Es blieb also nur die Mendel'sche Erklärung übrig, weil durch die phänotypische Verschiedenheit der entflügelten Weibchen von den Arbeiterinnen ein deutlicher Gegensatz zwischen einer hybriden $F^1$-Generation und $F^2$-Generation im Mendel'schen Sinne ausgedrückt war. Dabei bleiben allerdings die oben gegebenen Details der Genesis dieses Falles noch hypothetisch[23]), da weder

23) Die Königin der P-Generation war nach meiner Voraussetzung ein reines *pratensis*-Weibchen, das von einem *truncicola*-Männchen befruchtet worden war.

die Vorgeschichte jener Kolonie vor April 1910 noch die weitere Entwickelung derselben im Sommer aus den vorhandenen Eierklumpen beobachtet werden konnte.

Manche Vererbungsforscher werden es befremdlich finden, dass ich nicht den Vorschlag mache, auf dem viel sichereren experimentellen Wege die Mendel'schen Gesetze der Kreuzung zwischen Ameisenrassen zu untersuchen. Prof. R. Goldschmidt-München sprach mir auf der Versammlung deutscher Naturforscher in Münster i. W. im September 1912 seine Wünsche in dieser Richtung aus. Ich machte ihn auf die Schwierigkeiten aufmerksam, die der praktischen Verwirklichung dieses Vorschlages entgegenstehen. Für Myrmekologen, die mit der Lebensweise und namentlich der Fortpflanzungsweise der Ameisen und ihrem diesbezüglichen Verhalten in künstlichen Beobachtungsnestern vertraut sind, brauche ich dies kaum zu bemerken. Einen eine ganze Reihe von Punkten umfassenden Plan zu einer experimentellen Kreuzung zwischen *pratensis* und *truncicola* habe ich zwar längst skizziert. Da sich hierbei jedoch die praktische Wahrscheinlichkeit des Gelingens derselben als quasi Null herausstellte, sehe ich von einer Veröffentlichung desselben lieber ab.

4. Anhang. Über das relative Alter unserer *rufa*-Rassen, mit Berücksichtigung ihrer Gäste.

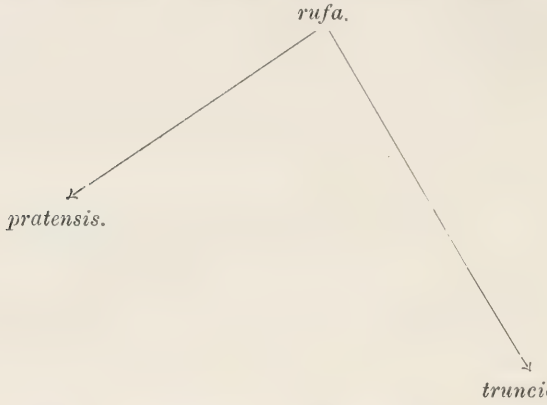
Um die Verschiedenheit der Resultate besser verständlich zu machen, die bei Kreuzungen zwischen *pratensis* und *truncicola* einerseits und zwischen *rufa* und *truncicola* andererseits sich ergeben, sei darauf aufmerksam gemacht, dass *rufa* die älteste und weitverbreitetste unserer drei europäischen *rufa*-Rassen ist[24]), und dass wir *pratensis* und *truncicola* als nach verschiedenen Richtungen von ihr biologisch divergierende jüngere Zweige aufzufassen haben, wie das umstehende Schema andeutet.

*Rufa* ist dem Leben im arktischen Wald durch ihren hohen Haufenbau am besten angepasst; *pratensis* hat sich dem Leben am offenen Waldrand und auf Wiesen durch ihren tieferen und flacheren, der Austrocknung besser widerstehenden Haufenbau angepasst; *truncicola* endlich, die als jüngste der drei Rassen anzusehen ist, hat sich noch mehr vom Waldleben emanzipiert; ihr Nest

Wegen der großen Zahl der *pratensis*-Arbeiterinnen schrieb ich einen Teil derselben der F¹-Generation zu, welcher auch die tatsächlich vorgefundenen entflügelten Weibchen angehörten. Die P-Königin fand ich dagegen nicht. Entweder war sie schon gestorben oder sie ist mir unter den 12 *pratensis*-farbigen Weibchen entgangen. Nur 6 derselben wurden zur Untersuchung mitgenommen, 6 im Neste gelassen. Unter diesen kann auch ein Weibchen mit matterem Hinterleib gewesen sein, das ich wegen der Geringfügigkeit des Skulpturunterschiedes übersah.

24) Siehe hierüber auch „Über den Ursprung des sozialen Parasitismus" u. s. w. (Biolog. Centralbl. 1909, Nr. 19—22, 2. Kapitel).

ist häufig unter Steinen und gleicht auch durch den kleineren, aus feinerem Material bestehenden Haufen mehr demjenigen von *sanguinea* als von *rufa* und *pratensis*. In ihrer Koloniegründung ist sie vom fakultativen zum obligatorischen temporären sozialen Parasitismus übergegangen, indem ihre Weibchen regelmäßig durch fremde Hilfsameisen (*fusca*) sich adoptieren lassen, während *rufa* und *pratensis* meist Arbeiterinnen der eigenen Art und Rasse, bezw. der eigenen Kolonie (Zweigkoloniebildung) hierzu benutzen.




Aus dem im obigen Schema angedeuteten Verhältnis, in welchem *truncicola* zu *rufa* und *pratensis* steht, erklärt sich wahrscheinlich der atavistische Einschlag von *rufa*-Skulptur in der $F^1$-Generation bei einer Kreuzung zwischen *truncicola* und *pratensis* sowie die Dominanz der *pratensis*-Färbung über die *truncicola*-Färbung in der $F^1$- und $F^2$-Generation einer solchen Kolonie (s. o. S. 115ff.).

Von besonderem Interesse für die stammesgeschichtlichen Beziehungen von *F. truncicola* zu *rufa* und *pratensis* sind ihre Gäste. Diese liefern ein wertvolles biologisches Dokument für ihren phylogenetischen Zusammenhang mit jenen Rassen und für ihr relatives Alter. Dieses Thema erfordert eigentlich auf Grund meines reichen Sammlungsmaterials namentlich bezüglich der bisher am besten erforschten myrmekophilen Koleopteren eine eigene umfangreiche Arbeit und kann hier nur kurz skizziert werden.

*Rufa* hat weitaus die meisten Gastarten, *pratensis* etwas weniger, *truncicola* am allerwenigsten, und zwar haben die beiden letzteren nur solche gesetzmäßige Gäste, die entweder auch bei *rufa* vorkommen oder von *rufa*-Gästen direkt abzuleiten sind[25]). So fehlen z. B. unter den gesetzmäßigen *pratensis*-Gästen zwei der größeren myrmekophilen Staphyliniden, *Dinarda*

25) Die durch ihre dunklere Färbung von *Thiasophila angulata* Er. abweichende *Thias. picea* Motsch. kommt nicht bloß bei *pratensis* vor, sondern auch bei *rufa* neben der ersteren (Valkenburg).

*Märkeli* und *Quedius brevis*, obwohl sie in den *rufa*-Nestern derselben Gegend häufig sind. *Truncicola* scheint ihre Gäste überhaupt nur aus *rufa*- oder *pratensis*-Nestern der betreffenden Gegend zu erhalten, die zu ihr übergehen, und sie hat je nach dem Alter ihrer Niederlassung daselbst teils nur auffallend wenige Gäste (z. B. bei Luxemburg), teils eine größere Anzahl (z. B. bei Lippspringe i. W.). Bei *rufa* und *pratensis* dagegen ist die „Gastgarnitur" ihrer Nester in den verschiedensten Gegenden ihres Verbreitungsbezirkes eine viel konstantere und gleichmäßigere.

Eine ausgesprochene Differenzierung zwischen den Gästen von *rufa*, *pratensis* und *truncicola* findet sich nur bei den größten ihrer Symphilen, nämlich bei den Staphyliniden der Gattung *Atemeles*[26]). *At. pubicollis* Bris. hat als Larvenwirt *F. rufa* und ist über das ganze Verbreitungsgebiet der Wirtsameise, wenngleich sporadischer als die übrigen *rufa*-Gäste, verbreitet. Die Entstehung dieser Anpassung ist daher als eine relativ alte anzusehen im Vergleich zu den folgenden. *At. pratensoides* Wasm., der den *pubicollis* bei *F. pratensis* vertritt, ist zwar morphologisch als „eigene Art" von *pubicollis* abgegrenzt, kommt aber nur äußerst selten vor trotz der großen Häufigkeit des Wirtes; er ist bisher überhaupt nur in einem *pratensis*-Neste bei Luxemburg 1903 gefunden worden. Er ist wahrscheinlich durch eine relativ rezente, lokal begrenzte Anpassung von *pubicollis* an *F. pratensis* hervorgegangen. *At. pubicollis* subsp. *truncicoloides* Wasm., der den *pubicollis* bei *truncicola* vertritt, ist nur als Rasse von ihm abgegrenzt und im Vergleich zum Verbreitungsgebiet der Wirtsameise äußerst selten (Lippspringe i. W. und Niederranna in Niederösterreich). Seine Anpassung an *truncicola* ist auf einen relativ rezenten, lokal begrenzten Übergang von *pubicollis* zur Lebensweise bei *truncicola* zurückzuführen[27]).

Unter den myrmekophilen Acarinen hat *truncicola* von *pratensis* an manchen Orten den *Loelaps (Hypoaspis) laevis* Mich. erhalten, der bei *pratensis* allgemein häufig ist, bei *rufa* dagegen fehlt und daselbst durch den panmyrmekophilen *Loelaps (Hypoaspis) myrmecophilus* Berl. ersetzt ist.

Besonders auffallend ist, dass sämtliche gesetzmäßigen *truncicola*-Gäste aus *rufa*-(oder *pratensis*-)Nestern der betreffenden Gegend stammen, kein einziger dagegen aus *sanguinea*-Nestern, wenngleich letztere ebendort zahlreich sind. Dies ist um so auffallender, weil

---

26) Vgl. Die Anpassungscharaktere der *Atemeles* (Extr. d. I. Congr. Intern. d'Entomologie Bruxelles, 1910, p. 265—272).

27) Vgl. auch: Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen (Festschr. Rosenthal, 1906, S. 43—58 und Biolog. Centralbl. XXVI, Nr. 17—18).

der Nestbau von *truncicola* weit mehr jenem von *sanguinea* gleicht als jenem von *rufa* oder *pratensis!* Da die myrmekophilen Insekten auf ihrer Wanderung von einem Neste zum andern durch den Geruchssinn geleitet werden, ist jene Erscheinung wohl nur daraus zu erklären, dass die umherstreifenden *rufa*-Gäste vom *truncicola*-Geruch angezogen werden wegen der zwischen beiden Wirtsrassen bestehenden nahen Verwandtschaft, während für die *sanguinea*-Gäste der *truncicola*-Geruch indifferent bleibt.

Unter den *sanguinea*-Gästen ist nur *Lomechusa strumosa* an einigen Orten von ihrer normalen Wirtsameise auch gelegentlich zu *F. rufa* bezw. zu *F. pratensis* übergegangen. Für ihr Vorkommen bei *F. truncicola* liegen überhaupt keine zuverlässigen Funde vor, obwohl der Nestbau dieser Ameise demjenigen ihres normalen Wirtes am ähnlichsten ist. Die an *F. sanguinea* angepasste *Dinarda dentata* Grav., die als die älteste unserer zweifarbigen *Dinarda*-Rassen zu betrachten ist, wird bei *rufa* durch *D. Märkeli* vertreten[28]); *D. dentata* ist nur in einzelnen Überläufern sehr selten bei *rufa* gefunden worden trotz ihrer großen Häufigkeit bei *sanguinea*. *Hetaerius ferrugineus* ist ein gemeinschaftlicher Gast sämtlicher einheimischer *Formica*-Arten, mit besonderer Vorliebe für *F. fusca*, und kommt bei *sanguinea* weit häufiger vor als bei *rufa* und *pratensis*; bei *truncicola* habe ich ihn überhaupt noch nie gefunden. Übrigens scheidet er wegen seiner Neigung zur Panmyrmekophilie ohnehin aus unserer obigen Betrachtung aus.

Diese Andeutungen dürften zur Genüge zeigen, dass uns die Myrmekophilenkunde auch über die phylogenetischen Beziehungen zwischen manchen Ameisenarten und Rassen wertvolle Aufschlüsse zu geben vermag.

Zum Schluss noch eine berichtigende Bemerkung. Es ist mir niemals eingefallen, unsere heutige *Formica sanguinea* von unserer heutigen *F. truncicola* oder von irgendeiner heutigen Art oder Rasse der *rufa*-Gruppe abzuleiten. Solche Anachronismen möge man mir deshalb auch nicht zuschreiben. Was ich in meiner Arbeit von 1909 (Über den Ursprung des sozialen Parasitismus etc.) zu zeigen suchte und wohl auch gezeigt habe, ist, dass wir in der biologischen Phylogenese von *F. sanguinea* ein *rufa*-ähnliches (bezw. ein *truncicola*-ähnliches) Stadium anzunehmen haben.

28) Die bei *F. truncicola* von mir gefundenen *Dinarda* sind kaum als eigene Varietät von *Märkeli* zu trennen, indem die Oberseite des Hinterleibes (entsprechend der stärkeren Behaarung von *truncicola* im Vergleich zu *rufa*) ein wenig dichter und länger behaart ist als bei *Märkeli* und meist auch die ersten Hinterleibsringe etwas heller (rötlich) gefärbt sind. Aber die Unterschiede sind sehr gering und nicht einmal konstant, so dass sie schwerlich eine systematische Abtrennung der bei *truncicola* lebenden Form von der bei *rufa* lebenden rechtfertigen.

**Nachschrift.**

In vorliegender Arbeit wurde angenommen, daß die hier erwähnten gemischten Kolonien von *truncicola* mit *pratensis* und von *truncicola* mit *rufa* dem Spaltungsgesetz der Mendel'schen Monohybriden folgen. Es wurde dabei hauptsächlich auf die leicht sichtbaren Färbungscharaktere Bezug genommen, auf die Skulptur- und Behaarungsverhältnisse nur nebenbei, zumal die Details der letzteren nur unter der Lupe wahrnehmbar sind und daher keine Prozentverhältnisse für dieselben bei der Beobachtung der Kolonien in freier Natur sich aufstellen lassen. Eine mikroskopische Nachprüfung der Skulptur und Behaarung der Arbeiterinnen in den beiden Kolonien *truncicola-rufa* (Derenbach 1906) und *truncicola-pratensis* (Luxemburg 1910) machte es mir jedoch sehr wahrscheinlich, dass die Behaarung und Skulptur unabhängig von der Färbung mendeln, ja vielleicht sogar wieder unabhängig voneinander. Die Mischungsverhältnisse dieser Kolonien wären infolgedessen nach den Spaltungsgesetzen der Di- bezw. der Trihybriden zu beurteilen. Siehe meine spätere Arbeit: Luxemburger Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung (Monatsberichte der Gesellsch. Luxemburger Naturfreunde 1915).

---

## Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen?

### Eine Kritik der Anschauungen O. Dickel's über die Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene.

**Von Hans Nachtsheim, Freiburg i. Br.**

Wieder einmal wird der Versuch gemacht, die Dzierzon'sche Theorie zu stürzen. In den beiden letzten Nummern des vorigen Jahrganges dieser Zeitschrift veröffentlicht Otto Dickel einen längeren Aufsatz, betitelt „Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene". Er meint, dass seine Darlegungen „der Auffassung einer syngamen Geschlechtsbestimmung bei der Biene, bei der sie ja als am gesichertsten gilt, den Boden vollständig entziehen." Wenn ich auch nicht glaube, dass ein wirklicher Kenner der Biologie der Hymenopteren und speziell der Honigbiene sich infolge der Dickel'schen Ausführungen veranlasst sehen wird, seine Ansichten über die Dzierzon'sche Lehre einer Revision zu unterziehen, so wird, da Dickel kein schlechter Anwalt seiner Sache ist, vielleicht doch manch einer, der mit den Verhältnissen weniger vertraut ist, sagen: „Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Honigbiene – wie bei den Hymenopteren überhaupt — scheinen doch trotz der zahlreichen Untersuchungen und trotz der jahrzehntelangen Diskussionen noch

keineswegs geklärt zu sein." Schon aus diesem Grunde dürfen die Dickel'schen Behauptungen nicht unbeantwortet bleiben. Gibt es wirklich, wie Dickel behauptet, Tatsachen, die beweisen, „dass das Entstehen von Drohnen aus befruchteten Eiern keine seltene Ausnahme, sondern zu gewissen Jahreszeiten und unter gewissen physiologischen Zuständen die Regel bildet?" Wir wollen nicht dem Grundsatze huldigen: die Tatsachen stimmen nicht zu der Theorie — um so schlimmer für die Tatsachen! „Wir müssen uns an das halten, was wissenschaftlich sicher festgestellt ist, mag es der Theorie auch noch so unbequem sein", schreibt Dickel. Sehr richtig, schade nur, dass Dickel nicht recht weiß, was es eigentlich heisst, etwas „wissenschaftlich sicher" feststellen. Dickel hat — dieses Resultat der folgenden Ausführungen sei hier schon im voraus mitgeteilt — auch nicht den geringsten wissenschaftlichen Beweis für die Richtigkeit seiner „Sekrettheorie" erbracht, die Dzierzon'sche Lehre besteht auch weiter ebenso zu Recht wie zuvor. „Dickel begeht immer wieder den gleichen Denkfehler: die bloße Möglichkeit einer Deutung der Beobachtungen anderer Autoren im Sinne seiner Lehre einem unmittelbaren Beweise selbst gleichzusetzen." Dieses von Bresslau (1908 b)[1]) stammende Urteil über Ferdinand Dickel hat, wie wir sehen werden, für Dickel jun. die gleiche Gültigkeit.

### Die Dickel'sche „Sekrettheorie".

Ehe wir dazu übergehen, die „Beweise" Dickel's einer kritischen Betrachtung zu unterziehen, sei seine „Sekrettheorie" kurz skizziert. Die „verachtete epigame Geschlechtsbestimmungsweise" will Dickel durch seine Darlegungen wieder „in den Vordergrund des Interesses rücken helfen"[2]). Es ist nach Dickel zwar richtig,

1) S. das Literaturverzeichnis am Schluss.

2) Dickel scheint sowohl die Theorie der syngamen wie auch die der progamen Geschlechtsbestimmung allgemein abtun zu wollen. „Die Lehre von der progamen Geschlechtsbestimmungsweise", schreibt er, „hat durch die Untersuchungen Shearer's (1911) einen starken Stoß erlitten ... Bewahrheiten sich Shearer's Angaben, dann ist das jetzt schon sehr rissige Fundament jener Auffassung vollkommen zerstört." Hätten sich die Angaben Shearer's über die Eibildung und Befruchtung bei *Dinophilus* bestätigen lassen, so wäre das ein eigenartiger Fall syngamer, nicht aber epigamer Geschlechtsbestimmung gewesen. Shearer hat aber, wie ich bereits kurz dargelegt habe (1914 a), seine Befunde größtenteils falsch gedeutet; in meiner im Laufe des Jahres erscheinenden Arbeit über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus* — da ich bei Kriegsausbruch meine Experimente vorzeitig abbrechen musste, verzögert sich leider der Abschluss der Arbeit sehr — werde ich den ausführlichen Beweis dafür erbringen. Bei *Dinophilus* ist das Geschlecht bereits im unbefruchteten Ei unabänderlich festgelegt. Sicherlich aber haben wir hier ebenso einen erst sekundär erworbenen Modus der Geschlechtsbestimmung vor uns wie bei *Bonellia*, bei der nach den Untersuchungen Baltzer's (1914) die Larve geschlechtlich noch indifferent ist.

„dass aus unbefruchteten Eiern nur Männchen entstehen, richtig ist auch, dass die zu gewissen Jahreszeiten in Drohnenzellen abgesetzten Eier der normalen, begatteten Königin unbefruchtet sind. Falsch aber ist die Behauptung, dass sich Drohnen ausschließlich aus unbefruchteten Eiern entwickeln. Vielmehr ist es Regel, dass zu gewissen Jahreszeiten und unter gewissen physiologischen Stockzuständen auch die Drohnen ihre Entstehung aus befruchteten Eiern nehmen." Nicht die Befruchtung bestimmt das Geschlecht, sondern die Geschlechtsbestimmung ist Sache der Arbeiterinnen. Jedes befruchtete Ei ist sexuell noch indifferent, ja selbst die Arbeiterlarven sind nach Dickel noch „intermediäre Formen", aus denen die Arbeiterinnen jede der drei Formen des Bienenstaates erziehen können. Es ist die Qualität der Nahrung, die „den ausschlaggebenden Faktor bildet, deren Verschiedenheit durch Zufuhr verschiedenartiger Sekrete bedingt ist". Vergleichen wir die Sekrettheorie O. Dickel's mit den phantasievollen Vorstellungen F. Dickel's über die Fortpflanzungsverhältnisse im Bienenstaat, so kommen wir zwar zu dem Resultat, dass an der Theorie O. Dickel's wenig Neues ist — es soll der „gute Kern" der Theorie F. Dickel's sein — aber seine heutigen Anschauungen bedeuten doch immerhin insofern einen Fortschritt, als er das Entstehen von Drohnen aus unbefruchteten Eiern in der ungestörten normalen Bienenkolonie wenigstens für „gewisse Jahreszeiten" zugibt.

**Die „Möglichkeit" der Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern.**

In seinen einleitenden Bemerkungen schreibt Dickel, dass „schon früher aus den Reihen überzeugter Anhänger dieser Lehre Stimmen laut geworden sind, die die Möglichkeit einer gelegentlichen Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern zugeben". Diese Stimmen mehrten sich. Es haben in der Tat selbst die eifrigsten Verfechter der Dzierzon'schen Lehre (s. z. B. v. Buttel-Reepen, 1911) immer darauf hingewiesen, dass wohl gelegentlich auch einmal ein befruchtetes Ei eine Drohne liefern kann. Auch die Autoren, welche das Geschlechtsbestimmungsproblem bei den Hymenopteren auf Grund zytologischer Untersuchungen erörtert haben (z. B. Schleip, 1912; Armbruster, 1913) heben allgemein hervor, dass eine gelegentliche Entstehung von Hymenopterenmännchen aus befruchteten Eiern sich theoretisch sehr wohl erklären lässt, ebenso wie eine gelegentliche Entstehung von Weibchen aus unbefruchteten Eiern bei den sozialen Hymenopteren. Ich habe ausgeführt (1913), dass es ein Charakteristikum der Hymenopterenmännchen ist, dass sie nur ein Chromosomensortiment besitzen, während die Weibchen der Hymenopteren zwei aufweisen, also die diploide Chromosomenzahl. Nun ist es aber sehr wohl denkbar — schon Schleip (1912) hat hierauf hingewiesen —, dass aus

irgendwelchen Gründen einmal die vom Spermakern stammenden Chromosomen ihre normale Funktion nicht auszuüben vermögen. Der sich entwickelnde Embryo besäße dann zwar beide Chromosomensortimente, aber nur ein „aktives" Sortiment, das befruchtete Ei würde ein Männchen liefern. Doch es wäre nicht einmal nötig anzunehmen, dass alle Chromosomen des einen Sortimentes funktionsunfähig sind, es müsste ein Defekt des Chromosoms bezw. der Chromosomen, die Träger der Erbfaktoren für das Geschlecht sind, genügen, um die Entstehung eines Weibchens aus dem befruchteten Ei unmöglich zu machen. Die Entstehung eines Weibchens aus einem unbefruchteten Bienenei ließe sich mit der Annahme erklären, dass in dem betreffenden Ei die Reduktionsteilung unterblieben ist. Das Weibchen entstände ähnlich, wie die aus unbefruchteten Eiern sich entwickelnden Weibchen der Blatt- und Gallwespen. Ich brauche wohl kaum noch besonders zu betonen, dass also nach unserer Auffassung die Entstehung einer Drohne aus einem befruchteten bezw. einer Arbeiterin oder Königin aus einem unbefruchteten Bienenei ein pathologischer Vorgang ist. Der eine wie der andere Fall dürfte außerordentlich selten sein. Eine Beobachtung, die für eine Entstehung einer weiblichen Biene aus einem unbefruchteten Ei spräche, ist auch bisher noch nicht gemacht worden[3]). Für die gelegentliche Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern lassen sich einige Beobachtungen anführen, aber beweisend sind diese Beobachtungen durchaus nicht, denn sie lassen — wir werden im folgenden hierauf noch zurückkommen — auch sehr verschiedene andere Deutungen zu.

### Drohnen in Arbeiterinnenzellen.

Der erste „Beweis" Dickel's, dass Drohnen „recht häufig" auch aus befruchteten Eiern entstehen, ist die unter verschiedenen Verhältnissen zu beobachtende Tatsache, dass auch aus Arbeiterinnenzellen Drohnen hervorgehen können. Ich will zunächst schildern, welche Erklärung der Anhänger der Dzierzon'schen Lehre dieser Tatsache gibt und dann damit die Dickel'sche Ansicht vergleichen.

Schon des öfteren ist beobachtet worden, dass junge, eben begattete Königinnen anfangs die Arbeiterinnenzellen mit Drohneneiern besetzen, um allmählich zu einer völlig normalen Eiablage überzugehen. Ein vorübergehender Defekt an der Muskulatur des Samenblasenganges kann die Ursache sein, dass die Spermapumpe zunächst nicht funktioniert. Es ist auch möglich, dass sich hier der Instinkt, die in Arbeiterinnenzellen abzusetzenden Eier zu be-

3) Es ist für die Art der Beweisführung Dickel's charakteristisch, dass ihm das Fehlen einer solchen Beobachtung genügt, um kategorisch zu erklären: „Es ist ganz unmöglich (von mir gesperrt. N.), dass sich ein unbefruchtetes Bienenei zu einer Arbeitsbiene oder Königin entwickelt."

fruchten, gewissermaßen verspätet einstellt. So ziemlich in jedem Bienenstocke aber kann man ab und zu einzelne Arbeiterinnenzellen finden, die mit Drohnenlarven besetzt sind, oder auch umgekehrt Drohnenzellen, die Arbeiterinnen enthalten. In diesen Fällen liegt wohl kein Defekt an der Spermapumpe vor, sondern wir haben hier eine der mannigfachen „Instinktsirrungen" vor uns, wie wir sie im Bienenstaate nicht selten beobachten können. Instinktsirrungen dieser Art können bei verschiedenen Königinnen sehr verschieden häufig vorkommen. Während die einen sich nur selten „irren", belegen andere ständig einzelne oder gar zahlreiche Zellen mit der falschen Eisorte. v. Buttel-Reepen (1904a) erwähnt mehrere solche Fälle. Ein Bienenzüchter berichtet nach v. Buttel-Reepen sogar, dass eine junge Königin „ihrer Mutter in dieser Unart nachartete". Natürlich kann es gelegentlich auch vorkommen, dass bei der Ablage eines Eies in eine Arbeiterinnenzelle die Spermapumpe in Funktion tritt, dass aber die Spermatozoen die Mikropyle des Eies nicht erreichen oder gar nicht bis in den Eileiter gelangen, so dass das Ei „gegen den Willen" der Königin unbefruchtet abgelegt wird. Zumal bei älteren Königinnen, deren Samenvorrat zur Neige geht, wird dieser Fall eintreten, und zwar allmählich immer häufiger, die Drohnen überwiegen schließlich die Arbeiterinnen, und zuletzt ist die Königin nur noch zur Erzeugung von Drohnen fähig. v. Buttel-Reepen, der in seiner soeben erschienenen Biologie (1915) einige der obigen Erscheinungen bespricht, bemerkt dazu: „Vorstehende Tatsachen sind insbesondere sehr beachtenswert für solche, die ohne eingehende Kenntnis der Biologie der Honigbiene über Geschlechtsbestimmungsfragen, Parthenogenesis u. s. w. arbeiten wollen, da durch die Nichtbeachtung solcher Vorkommnisse zahlreiche Irrtümer entstehen können."

Dickel kennt freilich diese Tatsachen sehr genau, ja er benutzt gerade diese Tatsachen zum Teil als „Beweis" für seine Theorie. Was zunächst einmal die Beobachtung anbetrifft, dass frisch begattete Königinnen bisweilen anfangs nur Drohnen erzeugen, obwohl sie ihre Eier in Arbeiterinnenzellen absetzen, so bezeichnet Dickel die Erklärung, dass hier der Geschlechtsapparat einen vorübergehenden Defekt aufweist, als „weder anatomisch noch biologisch haltbar". Die Eier dieser Königinnen sind nach Dickel befruchtet, aber in diesem Falle sind es nicht die Arbeiterinnen, die aus den befruchteten Eiern Drohnen entstehen lassen, sondern die Ursache liegt in den Eiern selbst. Dickel behauptet, dass „mit einer gewissen Regelmäßigkeit der geschilderte abnorme Fall eintritt, wenn die Königin durch ungünstige Witterungsverhältnisse am Begattungsflug längere Zeit verhindert worden war". Die ersten Eier, welche die betreffende Königin ablegt, sollen infolgedessen überreif geworden sein, und „Eier im Zustande der Ovarialüberreife zeigen

bei den Bienen die Tendenz, sich zu Männchen zu entwickeln". Die Wege, die Dickel zur Entstehung von Drohnen führen lässt, sind also recht mannigfach! Alle unbefruchteten Eier ergeben Drohnen, ebenso alle befruchteten überreifen Eier, und aus jedem anderen Bienenei vermögen die Arbeiterinnen vermittels ihrer Sekrete eine Drohne zu erziehen. Wir werden weiter unten die Haltlosigkeit der Dickel'schen Theorie der „Überreife" in einem besonderen Abschnitte dartun, hier sei nur hervorgehoben, dass die Angabe Dickel's, der geschilderte abnorme Fall trete unter den obigen Verhältnissen „mit einer gewissen Regelmäßigkeit" auf, nichts weiter als eine kühne Behauptung ist, für die er auch nicht die Spur eines Beweises zu erbringen vermöchte.

Dass die gelegentliche Entstehung einer Drohne in einer Arbeiterinnenzelle auf eine Instinktsirrung der Königin zurückzuführen ist, diese Erklärung glaubt Dickel ebenfalls ohne weiteres ablehnen zu können. Es sei eine „recht sonderbare Interpretation", wenn Petrunkewitsch (1901) und ich (1913) sagten, die Bienenkönigin „irre" sich bisweilen. Da ich nicht direkt von einer Instinktsirrung gesprochen, sondern mich damit begnügt habe, das Wort „irren" in Anführungszeichen zu setzen, hat Dickel den Sinn meiner Worte offenbar gar nicht verstanden. Er ist natürlich davon überzeugt, dass diese Drohnen in Arbeiterinnenzellen aus befruchteten Eiern sich entwickelt haben und „beweist" seine Ansicht durch Mitteilung einer Reihe von Beobachtungen, die verschiedene Bienenzüchter gemacht haben. Auch die übrigen „Beweise" Dickel's für seine Theorie gründen sich fast ausschließlich auf Beobachtungen von Imkern. Man kann speziell in dem vorliegenden Falle gegen ein solches Verfahren nicht scharf genug protestieren! Niemand wird die großen Verdienste verkennen, die sich Männer wie Dzierzon, v. Berlepsch um die Erweiterung unserer Kenntnisse des Bienenlebens erworben haben. Aber wie bereits zu Dzierzon's Zeiten von kritiklosen Dilettanten — meist Gegnern Dzierzon's — „die unrichtigsten, abenteuerlichsten und abgeschmacktesten Behauptungen über die Verteilung der Geschlechtsfunktionen, über Begattung, Befruchtung, Eierlegen der Bienen u. s. w. in vollem Ernste als ausgemachte Wahrheiten hingestellt wurden" (v. Siebold, 1856), so sind auch heute manche Imker einem wahren „Spekulationswahnsinn" verfallen, um einen Ausdruck Zander's (1911) zu gebrauchen. Das Verfahren Dickel's ist um so mehr zu beanstanden, als die von ihm angeführten Beobachtungen die gleichen sind, die sein Vater in seinen zahllosen Artikeln als „Beweise" für seine Theorie gebracht hat. Seit dem Jahre 1900 ist aber immer und immer wieder darauf aufmerksam gemacht worden, dass diese „Beweise" keine Beweise sind, dass in den Experimenten die oft sehr zahlreichen Fehlerquellen gar nicht oder nicht genügend

berücksichtigt worden sind. Und jetzt, nachdem der Kampf 15 Jahre gedauert hat, wagt es O. Dickel, anstatt auch nur ein einziges eigenes Experiment mit genauem Protokoll vorzulegen, zu behaupten, dass „Fehlerquellen in diesen Versuchen unmöglich nachgewiesen werden können"! Es dürfte ein fruchtloses Bemühen sein, Dickel sen. und jun. davon zu überzeugen, dass die von ihnen angeführten Experimente und Beobachtungen keinen wissenschaftlichen Wert haben, um aber die Art und Weise O. Dickel's, etwas zu „beweisen", noch weiter zu charakterisieren, möge auf einige von diesen Experimenten noch näher eingegangen werden.

Der Lehrer der Bienenzucht Meyer, Gadernheim, berichtet Dickel, „besaß ein starkes Volk mit prächtiger Königin. Aus rationellen Gründen unterdrückte er, gegen seine sonstige Gewohnheit, jede Drohnenzellenanlage. Bis Mitte April gelang ihm das. Alle Waben zeigten lückenlosen Arbeiterbau mit entsprechender Brut. ‚Bei genauer Besichtigung zeigten sich in verschiedenen Ecken doch wieder Drohnenzellen, die schleunigst entfernt wurden.' Schon nach einiger Zeit trat mitten in der Arbeiterbrut vereinzelte Drohnenbrut auf, die in den folgenden Tagen in so beunruhigendem Maße zunahm, dass er beschloss, die Königin zu töten. Mitleid mit dem prächtigen Tier ließ ihn aber von seinem Vorhaben absehen. Er hing vielmehr dem Volke zwei Drohnenwaben ein ‚in der Erwägung, dass einem richtigen Volk im Sommer auch Drohnenbrut gehört.' Als er nach einiger Zeit das Volk wieder revidierte, waren beide Drohnenwaben mit regelrechter Drohnenbrut besetzt, während alle Arbeiterwaben wieder das ursprüngliche Bild, nämlich tadellos geschlossene Arbeiterbrut zeigten."

Wer mit der Biologie der Bienen vertraut ist, wird das Verhalten der Königin nicht merkwürdig finden. Es ist ein schon des öfteren wiederholtes Experiment, ein Volk im Herbste auf lauter Drohnenbau zu setzen. Die Königin legt dann nach einigem Zögern in die Drohnenzellen befruchtete Eier ab, es entstehen in den Drohnenzellen Arbeiterinnen. Der Trieb, Drohnen zu erzeugen, ist um diese Jahreszeit normalerweise nicht mehr vorhanden, es „versagen", um mit R. Hertwig (1904) zu sprechen, „in einer solchen Zwangslage die normalen Reflexe oder Instinkte". Der Versuch des Bienenzüchters Meyer stellt das entgegengesetzte Experiment dar. In einem starken Volke wird mit beginnendem Frühling, wenn die Tracht- und Witterungsverhältnisse günstig sind, der Trieb, Drohnen zu erzeugen, immer mächtiger. Nicht nur bauen die Arbeiterinnen, wo es nur eben möglich ist, Drohnenzellen, falls keine Drohnenwaben vorhanden sind, sondern die Königin sucht auch im ganzen Stocke nach solchen, um ihren Trieb, „Drohneneier" abzulegen, zu befriedigen (s. Nachtsheim, 1914b). Entfernt man die Drohnenzellen immer wieder, so bringt man auch hier die Königin

in eine Zwangslage, sie setzt „Drohneneier“ in die Arbeiterinnenzellen ab.

Und Dickel's Erklärung? Da die Bienen „in Arbeiterzellen zur Entwickelung kamen, also (von mir gesperrt. N.) sicher befruchtet waren“, ist das Entstehen von Drohnen der Fähigkeit der Arbeitsbienen, „aus Arbeiterlarven Drohnen zu erziehen“, zu verdanken. Noch einige ähnliche Fälle, wo „ausdrücklich (von mir gesperrt. N.) betont wird, dass die entstandenen Drohnen nur befruchteten Eiern entstammen konnten“, führt Dickel an und schließt dann diesen Abschnitt mit folgender Behauptung: „Haben wir somit eine Reihe von Tatsachen kennen gelernt, die beweisen, dass Drohnen nicht unbedingt aus unbefruchteten Eiern entstehen müssen, vielmehr recht häufig auch aus befruchteten Eiern hervorgehen, so dürfen wir wohl ohne Gefahr eines Fehlschlusses die eingangs erwähnte biologische Erscheinung dahin deuten, dass sich die Königin bei ihrer Eiablage nicht ‚geirrt‘ hat, dass vielmehr auch in diesen Fällen, die bald seltener, bald recht häufig vorkommen, aus befruchteten Eiern Drohnen hervorgegangen sind . . . Nicht bei der Königin, sondern bei den Arbeitsbienen ist der ‚Irrtum‘ zu suchen.“ „Mit solchen Bemerkungen wie diese letzten gibt man aber nichts Wissenschaftliches, wie Dr. Dickel jetzt auch wohl empfinden wird. Die Wissenschaft fordert einwandfreie Tatsachen und es wäre besser, nur auf solchem Boden zu arbeiten. Hoffentlich geschieht solches in Zukunft!“ Diesen Vorwurf, den v. Buttel-Reepen O. Dickel bereits vor 11 Jahren (1904b) machen musste, hat dieser leider ganz unbeachtet gelassen, sonst wäre mir diese Kritik erspart geblieben.

**Können die Arbeiterinnen aus Arbeiterinnenlarven Drohnen erziehen?**

Eine zweite Gruppe von Beobachtungen soll beweisen, dass die Arbeiterinnen aus Arbeiterinnenlarven Drohnen zu erziehen vermögen. Abgesehen von einem stammen auch diese Experimente alle von Imkern, das eine aber rührt von Bresslau (1908b) her, der eine Zeitlang für Dickel sen. eingetreten ist, schließlich aber auch seine Ansichten bekämpft hat. Lassen wir Bresslau zunächst selbst sprechen: „Am 18. März 1905 wurde aus einem kleinen normalen Volke D, das nur auf einer von 6 Arbeiterwaben ein etwa handtellergroßes Brutnest besaß, die Königin und etwa die Hälfte der Bienen entnommen und in einen Versuchskasten E auf dem Nebenstande umlogiert. Nach 10 Tagen wurden in dem jetzt weisellosen Volk D, dem die Brutwabe belassen worden war, inmitten der z. T. nach Arbeiterart gedeckelten, z. T. noch ungedeckelten Brut neben 5 Weiselzellen 6 hochgedeckelte, also Drohnenlarven enthaltende Zellen beobachtet. Später kamen noch mehrere hinzu, am 9. April habe ich notiert: in Stock D zahlreiche junge Drohnen.

Da bis dahin seit dem Beginne des Experiments nur 28 Tage, also der Zeitraum, der ungefähr der normalen Entwickelungsdauer von Drohnen entspricht, verflossen waren, so können diese Drohnen nur aus der am 18. März in den Arbeiterzellen des anscheinend normalen Völkchens vorhanden gewesenen Brut, nicht aber, wie man sonst vielleicht annehmen könnte, aus den Eiern drohnenbrütig gewordener Arbeiterinnen hervorgegangen sein. Die Königin, von der diese Eier abgelegt worden waren, hatte inzwischen im Kasten E regelrechte Arbeiterbrut abgesetzt und erwies sich auch späterhin als durchaus normal." Dieses Resultat scheint in der Tat zunächst sehr zugunsten Dickel's zu sprechen. Aber hören wir, was Bresslau weiter sagt: „Trotz wiederholter mehrjähriger Bemühungen ist es mir aber nicht gelungen, den Versuch noch einmal mit ähnlichem Ergebnis zu wiederholen. Ich bin daher nicht in der Lage, nach dem nur einmaligen positiven Ausfall dieses Versuches . . . Dickel's Deutung dieser Experimente ohne weiteres akzeptieren zu können. Denn bei der Singularität des Ergebnisses sind auch noch eine Anzahl anderer Erklärungsmöglichkeiten denkbar und jedenfalls nicht auszuschließen." Bresslau äußert sich nicht näher über diese Erklärungsmöglichkeiten, dass solche gegeben sind, erscheint auch mir sicher. Eine Erklärung wäre z. B. diese: Die Königin verhielt sich nicht ganz normal bei der Eiablage, sie legte außer befruchteten Eiern auch unbefruchtete in Arbeiterinnenzellen. In dem weisellosen Volke (D) wurden die aus diesen Eiern entstehenden Drohnenlarven gepflegt, in dem Völkchen mit Königin (E) hingegen war der Trieb, Drohnen aufzuziehen, jedenfalls nicht vorhanden, die jungen Drohnenlarven wurden von den Arbeiterinnen immer wieder entfernt und konnten so von Bresslau nicht beobachtet werden. Dass Drohnen und Drohnenlarven zu gewissen Zeiten im Bienenstock nicht geduldet werden, ist ja eine allbekannte Tatsache. Eine Beobachtung, die ich vor einigen Jahren gemacht habe (1914b), scheint mir dafür zu sprechen, dass die Arbeiterinnen die verschiedenen Eier nicht zu unterscheiden vermögen, wohl aber selbst die kleinsten Drohnenlarven von den Arbeiterinnenlarven; erst diese wurden entfernt. Es gibt, wie gesagt, noch einige andere Möglichkeiten, das Resultat des Bresslau'schen Experiments zu erklären. Es möge dieser Hinweis genügen. Soviel geht jedenfalls schon aus dem Gesagten hervor, dass bei Experimenten mit Bienen sehr zahlreiche Faktoren zu berücksichtigen sind, und dass nur Experimente mit ganz genauem Protokoll Wert für uns haben. Nur in solchen Fällen lässt sich entscheiden, ob wirklich die Fehlerquellen nach Möglichkeit ausgeschieden, ob also die aus dem Experiment gezogenen Schlüsse berechtigt sind.

Dickel führt einige Beispiele dafür an, dass in weisellos gewordenen Völkern bisweilen in nachträglich zu Drohnenzellen um-

gebauten Arbeiterinnenzellen Drohnen entstehen, verschweigt aber ganz die sicher auch ihm bekannte Tatsache, dass häufig in weisellos gewordenen Völkern, die nur bestiftete Arbeiterinnenzellen besitzen, die Arbeiterinnen vergeblich den Versuch machen, aus den „Arbeiterinneneiern" Drohnen zu erziehen. Im ersten Falle waren einige unbefruchtete Eier in die Arbeiterinnenzellen abgesetzt worden, im zweiten Falle nicht, und deshalb bemühten sich die Arbeiterinnen hier vergeblich, Arbeiterbrut in Drohnenbrut zu verwandeln. So sagt der Anhänger der Dzierzon'schen Lehre. Dickel sagt, die Eier waren in Arbeiterzellen abgesetzt worden, also sicher befruchet, das Geschlecht haben die Arbeiter durch ihre Sekrete bestimmt. Weshalb ist es aber dann den Arbeitern nur gerade in den von Dickel zitierten Fällen möglich gewesen, aus Arbeitereiern oder -larven Drohnen zu erziehen, weshalb fehlt ihnen sonst diese Möglichkeit? Auf diese Frage vermag uns Dickel keine Antwort zu geben. v. Buttel-Reepen (1901), der einige in einem weisellosen Volke in nachträglich zu Drohnenzellen umgebauten Arbeiterinnenzellen zur Entwickelung gekommene Bienen untersuchte, stellte fest, dass es typische Arbeiterinnen waren. Das wahrscheinlich veränderte Futter — bezw. das andere Sekret, wie Dickel will — hatte keinen Einfluss auf das Geschlecht ausgeübt.

Schon mehrmals sind Königinnen beobachtet worden, die unfähig waren, Drohneneier abzulegen. Aus allen in die Drohnenzellen abgesetzten Eiern gingen Arbeiterinnen hervor, obwohl der Trieb, Drohnen zu erzeugen und aufzuziehen, bei Königin und Arbeiterinnen vorhanden war. Grobben (1895) z. B. beschreibt einen solchen Fall. Er spricht die Vermutung aus, dass eine „Nervenschwäche" die Ursache der Erscheinung war. Die Königin hatte die Spermapumpe „nicht in ihrer Gewalt und konnte bei der Eiablage einen Zufluss von Sperma nicht hemmen." Auch diese Fälle, die er ebenfalls mit seiner „Sekrettheorie" nicht zu erklären vermag, erwähnt Dickel nicht.

Doch ist die Frage, ob die Arbeiterinnenlarven „intermediäre Formen" sind und eine Beeinflussung der Larven für das Geschlecht von Bedeutung ist, überhaupt noch diskutabel? Ich glaube mit Zander (1914, 1915) und v. Buttel-Reepen (1915) diese Frage verneinen zu müssen. Schon Petrunkewitsch (1903) hat darauf hingewiesen, dass sich das Geschlecht eines Bienenembryos vor dem Ausschlüpfen bereits deutlich als männlich oder weiblich zu erkennen gibt. Bei dem weiblichen Embryo (aus der Arbeiterinnenzelle) ist die Zahl der Geschlechtszellen wesentlich geringer als bei dem gleich alten männlichen (aus der Drohnenzelle). Da diese Arbeit Petrunkewitsch's sich in manchen Punkten als unzuverlässig erwiesen hat, ist es um so erfreulicher, dass in jüngster Zeit Zander (1914, 1915) die nachembryonale Entwicklung der Ge-

schlechtsorgane bei Königin, Drohne und Arbeiterin eingehend studiert hat und zu ähnlichen Resultaten wie Petrunkewitsch gekommen ist. „Die von frühester Jugend an scharf geprägten Geschlechtsmerkmale der Königin und Drohne", sagt Zander in seiner demnächst erscheinenden Arbeit (1915)[4]), „gestatten ein sicheres Urteil über den sexuellen Charakter der Arbeiterin. Wie schon Koshevnikov betonte und Herr Meier (der Mitarbeiter Zander's. N.) jetzt über jeden Zweifel erhoben hat, besitzt die Arbeitsbiene am Beginne ihres Larvenlebens bereits die vollkommene Organisation einer Königin. Bei keinem Teile ihres primitiven Geschlechtsapparates kann darüber auch nur der leiseste Zweifel bestehen. Die Ausbildung der Imaginalscheiben, der Verlauf der Genitalstränge und der Bau der Genitaldrüsen sind von frühester Jugend an typisch weiblich". Auch bei den solitären Bienen ist das Geschlecht bereits sehr frühzeitig zu erkennen (s. Armbruster, 1913). Die vorläufige Mitteilung Zander's (1914) dürfte Dickel bei der Niederschrift seines Artikels noch nicht bekannt gewesen sein, die Feststellungen Petrunkewitsch's und vor allem Armbruster's kannte er jedenfalls. Trotzdem erwähnt er sie mit keinem Worte und behauptet, durch seine Darlegungen den Beweis erbracht zu haben, „dass die Arbeiterlarven intermediäre Formen darstellen"!

**Die Übertragungsexperimente.**

„Eine sehr entscheidende Rolle bei der Beurteilung unserer Frage", so beginnt Dickel seinen nächsten „Beweis", „spielen die Übertragungsversuche. Hier ist allerdings große Vorsicht geboten, denn nirgends fließen die Fehlerquellen so reichlich wie bei diesen Versuchen. Ich werde mich daher auf zwei, jeder Kritik standhaltende Beispiele beschränken. Nach einigen allgemeinen Bemerkungen folgen die beiden Experimente, ebenfalls von Imkern ausgeführt. 1904 schrieb O. Dickel noch von den gleichen Experimenten, die er persönlich zusammen mit seinem Vater gemacht hatte: „Wenngleich es mir natürlich nicht möglich ist, mit aller Bestimmtheit zu behaupten, dass jede Fehlerquelle vermieden, jeder Irrtum völlig ausgeschlossen ist — das wird man überhaupt nur bei einem Bruchteile aller physiologischen Experimente tun können — so kann ich doch die Versicherung abgeben, dass Dickel stets mit größter Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit vorgegangen ist." Heute heisst es von den beiden aus dem Jahre 1898 stammenden Experimenten der Gesinnungsgenossen seines Vaters: „Fehlerquellen können in diesen Versuchen unmöglich nachgewiesen werden." Um so viel unkritischer ist O. Dickel inzwischen geworden!

4) Herr Prof. Zander hatte die Freundlichkeit, mir diese Stelle aus seinem Manuskript zur Verfügung zu stellen.

Betrachten wir kurz die von Dickel zitierten Experimente und sehen wir, ob hier wirklich „Fehlerquellen unmöglich nachgewiesen werden können"! In beiden Experimenten wurden im Juli (am 13. bezw. 21. Juli) in Drohnenzellen abgesetzte Eier in Weisel- bezw. Arbeiterinnenzellen übertragen und die Waben mit diesen Eiern weisellosen Völkern beigegeben. In beiden Fällen zogen die Arbeiterinnen aus den angeblichen „Drohneneiern" Königinnen. Ich bin ganz mit Dickel einverstanden, wenn er sagt, dass zur Erklärung dieser Experimente „die Angaben über die Zeit der Eiablage uns eine Handhabe bieten". „In beiden Fällen", sagt er weiter, „wurden die Eier im Monate Juli in Drohnenzellen abgesetzt, zu einer Zeit also, zu der normalerweise Drohnen nicht mehr entstehen (von mir gesperrt. N.), oder um mit dem Imker zu sprechen, der Drohnentrieb erloschen ist. Da um diese Zeit, wie der Versuch Heck's beweist, die Eier in der Regel befruchtet sind, auch wenn sie in Drohnenzellen abgelegt werden (von mir gesperrt. N.), so wird es sehr wahrscheinlich gemacht, dass die begattete Königin während der Schwarmzeit in Drohnenzellen ausschließlich unbefruchtete Eier, mit dem Abflauen des Triebes nach Erzeugung von Geschlechtstieren mehr und mehr befruchtete, unter Umständen ausschließlich befruchtete Eier absetzt." Diesen Folgerungen Dickel's stimme ich, wie gesagt, vollkommen zu. Aber was berechtigt Dickel anzunehmen, dass die von Heck aus Drohnenzellen in Weiselzellen übertragenen Eier in ihren ursprünglichen Zellen Drohnen ergeben hätten? Dickel sagt selbst, dass in dem betreffenden Volke der „Drohnentrieb" erloschen war. In einem Volke aber, in dem der Drohnentrieb erloschen ist, bestiftet die Königin normalerweise die Drohnenzellen überhaupt nicht. Sie bestiftet sie nur dann, wenn ihr andere Zellen nicht zur Verfügung stehen, oder wenn man eine Drohnenwabe mitten in das Brutnest hängt, da leere Waben dort nicht geduldet werden. Diese Eier sind allerdings in der Regel befruchtet, aber es entstehen dann aus diesen befruchteten Eiern — vergl. das oben besprochene Experiment — auch keine Drohnen sondern Arbeiterinnen. Ich habe bereits an anderer Stelle (1914b) darauf hingewiesen, dass es sehr wohl möglich ist, selbst im August noch wirkliche „Drohneneier", d. h. unbefruchtete Eier, in Drohnenzellen zu erhalten, nämlich dann, wenn man das Erlöschen des Drohnentriebes durch geeignete Mittel verhindert bezw. hinausschiebt. Ich habe in den Monaten April, Mai, Juni, Juli und August des Jahres 1911 viele Hunderte von Eiern aus Drohnenzellen fixiert. Ich habe kein befruchtetes Ei darunter gefunden.

### Die Kreuzungsexperimente.

Was die Kreuzungsexperimente mit verschiedenen Bienenrassen anbetrifft, die von Dickel ebenfalls als „Beweis" für seine Theorie

angeführt werden, so verweise ich auf meine früheren Ausführungen (1913). Hier möchte ich nur die Angaben Dickel's über Cuénot's Schlussfolgerungen aus seinen Experimenten richtigstellen und zugleich zeigen, in welch unverantwortlicher Weise Dickel die Ansichten anderer Autoren entstellt. Cuénot (1909) untersuchte die Nachkommen einer schwarzen Bienenkönigin, die von einer gelben Drohne begattet worden war. Die weiblichen Nachkommen hatten alle Hybridencharakter, die ungefähr 300 untersuchten Drohnen aber waren fast alle schwarz wie die Mutter. Nur zwei wiesen ein breites gelbes Band auf dem ersten Hinterleibsring auf. Wie ist das Auftreten dieser beiden Drohnen zu erklären? Cuénot selbst äußert verschiedene Vermutungen. „Ces deux mâles à bandes peuvent être des hybrides, des variants ou des émigrants de ruches lointaines; l'hypothèse la plus vraisemblable serait celle des variants." Ich habe dem hinzugefügt, dass die Angaben Cuénot's auch nicht ausschließen, dass die beiden Drohnen von einer eierlegenden Arbeiterin, also einem Hybriden, stammten. Wie sich unsere Angaben im Munde Dickel's umgestalten, zeigt folgender Satz: „Cuénot konnte sich ihr Auftreten nicht erklären, wogegen Nachtsheim die Behauptung aufstellt: „dass die beiden Drohnen von einer eierlegenden Arbeiterin, also von einem Hybriden abstammten." Während es an dieser Stelle (S. 742) heisst, Cuénot habe sich das Auftreten der beiden Drohnen nicht erklären können, schreibt Dickel auf S. 720, Cuénot sei „auf Grund von Vererbungserscheinungen bei Kreuzungen der französischen und italienischen Rasse" zu der Anschauung „gezwungen", dass gelegentlich auch aus befruchteten Eiern Drohnen entstehen. Cuénot schließt seine Abhandlung mit den Worten: „Somme toute, le résultat que j'ai obtenu, bien que passible de critiques, parle contre l'opinion de Dickel et de Kuckuck, et confirme la théorie de Dzierzon."

Die von mir ausgesprochene Vermutung kritisiert Dickel mit folgenden Worten: „Also nur um diesen Fall ins Dzierzon'sche Schema zu zwängen, greift er zu einer Erklärung, die mit dem scheinbar (von mir gesperrt. N.) nie durchbrochenen Gesetze unvereinbar ist, dass in Gegenwart einer normalen Königin Arbeitsbienen niemals zur Eiablage schreiten." Im Gegensatze hierzu liest man auf S. 774, dass bei der deutschen Rasse „der Streit um die sogen. Drohnenmütterchen nie zu Ende gekommen ist"; die diesbezüglichen Angaben der Autoren seien „sicherlich nicht völlig aus der Luft gegriffen". Meine Vermutung — um mehr handelt es sich ja nicht — ist also doch wohl auch nach Dickel nicht ganz und gar unberechtigt.

### Gibt es „überreife" Bieneneier?

Ich habe bereits Dickel's Theorie der „Überreife" erwähnt. Königinnen, die einige Zeit am Begattungsausfluge verhindert wurden,

sollen zunächst nur Drohnen erzeugen, da ihre Eier „überreif“ geworden sind, und „Eier im Zustande der Ovarialüberreife zeigen bei den Bienen die Tendenz, sich zu Männchen zu entwickeln, die bei langer Einwirkung der sie bedingenden Faktoren sich bis zur ausschließlichen Produktion von Drohnen steigern kann.“ Beobachtungen Huber's (1814) bilden für Dickel den Anlass zu dieser Behauptung. Eine Königin, die längere Zeit am Begattungsausfluge gehindert worden war, schließlich aber doch noch den Hochzeitsflug ausführte, erzeugte ausschließlich Drohnen, obwohl sie nach Huber „mit den unzweideutigen Zeichen der Befruchtung“ zurückgekehrt war. Dickel genügt diese Angabe Huber's als Beweis dafür, dass die von dieser Königin abgesetzten Eier befruchtet waren, und für ihn „bleibt nur die Annahme, dass in der Verzögerung des Begattungsfluges, mit anderen Worten in der Überreife der Ovarialeier die Ursache zu suchen ist“ (S. 744). Vergleichen wir hiermit, was Dickel auf S. 790f. sagt: „Auch Autoren, die durchaus auf dem Boden der Dzierzon'schen Lehre stehen, haben darauf hingewiesen, dass die Eier erst unter dem Einflusse der Begattung voll ausreifen. Es besteht die, allerdings wenig beachtete Tatsache, dass unbegattete Königinnen viel weniger fruchtbar sind wie begattete, dass sie nach Absetzen einer verhältnismäßig geringen Zahl von Eiern ihre Tätigkeit beschließen . . . Unter dem Einfluss der stattgehabten Kopula geht mit dem Legetier eine so starke Veränderung vor sich, dass es nach 24—36 Stunden kaum wieder zu erkennen ist.“ Diese Angaben Dickel's sind vollkommen richtig. Ich habe junge, noch nicht begattete Königinnen untersucht. Ihre Eierstöcke sind winzig im Vergleich zu denen einer jungen Königin auch nur kurze Zeit nach der Begattung. Während hier die Ovarien den größten Teil des ganzen Hinterleibes ausfüllen und die Eiröhren reife Eier in großer Zahl enthalten, lehren Schnitte durch das Ovar einer unbegatteten Königin, dass bei dieser selbst die ältesten Eier noch nicht in die Wachstumsperiode eingetreten sind. Wohl sind die Nährkammern und die Eikammern im unteren Teile der Eiröhren bereits deutlich abgegrenzt, aber die Eizellen übertreffen die Nährzellen erst wenig an Größe, und auf diesem Stadium, das schon von der Puppe erreicht wird, bleiben die Ovarien zunächst stehen. Erst die Begattung ist für die Eier der Anreiz zur Weiterentwickelung. Unterbleibt die Begattung, so erfolgt erst nach längerer Zeit die Weiterentwickelung der Eier, aber auch dann reift nur, wie ja auch Dickel hervorhebt, eine verhältnismäßig geringe Zahl von Eiern[5]). Wenn Dickel also die Feststellung R. Hertwig's, dass bei

5) Nicht nur bei der Honigbiene hat die Begattung einen solch außerordentlichen Einfluss auf die Entwickelung des weiblichen Keimstockes. Unbegattete Schmetterlingsweibchen verhalten sich ganz ähnlich wie die unbegattete Bienen-

Fröschen Überreife der Eier männchenbestimmend wirkt, verallgemeinern will, so vergisst er ganz, dass bei der Honigbiene die Vorbedingungen für ein Überreifwerden der Eier gar nicht gegeben sind. Und selbst wenn man zugeben wollte, es könnte das längere Verweilen der jungen Eizellen auf dem genannten Stadium bei der Honigbiene den gleichen Effekt haben wie das längere Verweilen der Eier im Uterus bei den Fröschen, so wäre gar nicht einzusehen, weshalb in dem von Huber mitgeteilten Falle sich die späteren Eier, die bei der begatteten Königin ständig aus Ovogonien erzeugt werden, genau so verhielten wie die ersten.

### Die Zwitterbienen.

Auch die Zwitterbienen sollen überreifen Eiern entstammen, Eiern, „die eine je nach dem Grade der Überreife stärkere oder schwächere Tendenz zur Bildung des männlichen Geschlechts besaßen." Ich glaube, auf eine weitere Diskussion der Dickel'schen Theorie der Überreife verzichten zu können.

---

Wir haben hiermit alle „Beweise" Dickel's für das „recht häufige" Entstehen von Drohnen aus befruchteten Eiern einer Kritik unterzogen. Das nächste Kapitel des Dickel'schen Aufsatzes betitelt sich: „Was ist die Ursache der geschlechtlichen Differenzierung der indifferenten Formen?" Wir können uns nach den bisherigen Ausführungen ein Eingehen auf dieses Kapitel versagen. Neben einer Reihe von Unrichtigkeiten enthält es — das sei hier nicht unerwähnt gelassen — einen interessanten Versuch O. Dickel's. Er zeigt, „dass der Futterbrei, der in Königin-, Drohnen- und Arbeiterzellen abgesetzt wird, spezifisch verschieden voneinander ist." Diese Feststellung ist nicht neu, aber der Weg, auf dem Dickel zu seinem Resultat kommt, ist noch nicht begangen worden.

Dickel behandelt dann weiter die Frage: „Gilt die Dzierzon'sche Theorie für andere Hymenopteren?" Er beantwortet natürlich die Frage im negativen Sinne. Ich kann mir ein Eingehen auf dieses Kapitel um so eher ersparen, als Kollege Armbruster demnächst Dickel eine Antwort auf seine Behauptungen geben und zugleich neue Beweise für die Richtigkeit der Dzierzon'schen Lehre erbringen wird.

Auf Grund des Gesagten komme ich zu folgenden Resultaten:

Die Ausführungen Otto Dickel's sind nicht geeignet, die Richtigkeit der Dzierzon'schen Lehre auch nur irgend-

---

königin (s. z. B. die Experimente Klatt's, 1913). Auch bei *Dinophilus* ist das Verhalten des begatteten Weibchens sehr verschieden von dem des unbegattet gebliebenen (s. Nachtsheim, 1914a).

wie in Zweifel zu ziehen. Es wird auch von den Anhängern der Dzierzon'schen Lehre die Möglichkeit einer gelegentlichen Entstehung von Drohnen aus befruchteten Eiern zugegeben, aber es liegt bisher kein wissenschaftlicher Beweis für eine solche Entstehung einer Drohne vor, geschweige denn dafür, dass zu gewissen Jahreszeiten Drohnen recht häufig aus befruchteten Eiern sich entwickeln. Dickel's Behauptung, dass die Arbeiterlarven intermediäre Formen darstellen, ist nicht einmal mehr diskutabel. Auch die übrigen Behauptungen sind nicht mehr als zum Teil sehr kühne Spekulationen, denen jegliche exakte Grundlage fehlt.

## Literaturverzeichnis.


Armbruster, L. 1913. Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* Latr.). Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage und zum Reduktionsproblem. Arch. f. Zellf., Bd. XI.

Baltzer, F. 1914. Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei *Bonellia*. Mitteil. aus d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. XXII.

Bresslau, E. 1908a. Die Dickel'schen Bienenexperimente. Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Bienen. II. Zool. Anz., Bd. XXXII.

— 1908b. Über die Versuche zur Geschlechtsbestimmung der Honigbiene. Zu Dickel's, v. Buttel's und meinen Bienenexperimenten. Zool. Anz., Bd. XXXIII.

Buttel-Reepen, H. v. 1901. Charakteristisches zur neuen Lehre. Bienenwirtsch. Centralbl., 37. Jahrg.

— 1904a. Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 14. Vers.

— 1904b. Bemerkungen zu dem Aufsatze O. Dickel's „Entstehen Drohnen aus befruchteten Eiern?" Bienenwirtsch. Centralbl., 40. Jahrg.

— 1911. Das Entstehen von Drohnen aus befruchteten Eiern, zugleich Darlegung der Cameron'schen Lehre. Bienenwirtsch. Centralbl., 47. Jahrg.

— 1915. Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig.

Cuénot, L. 1909. Les mâles d'abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques? Bull. scient. de la France et de la Belgique. Tome XLIII, sér. 7, vol. 1.

Dickel, O. 1904. Entstehen Drohnen aus befruchteten Eiern? Bienenwirtsch. Centralbl., 40. Jahrg.

— 1914. Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene. Biol. Centralbl., Bd. XXXIV.

Grobben, C. 1895. Über eine Bienenkönigin, welche unfähig war, Drohneneier abzulegen. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. XLV.

Hertwig, R. 1904. Diskussionsbemerkung zu dem Vortrage v. Buttel-Reepen's „Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse . . ." Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 14. Vers.

— 1905. Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges., 15. Vers.

Huber, Fr. 1814. Nouvelles observations sur les abeilles. Paris et Genève.

Klatt, B. 1913. Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Kopulation und Eiablage beim Schwammspinner. Biol. Centralbl., Bd. XXXIII.
Nachtsheim, H. 1913. Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. f. Zellf., Bd. XI.
— 1914 a. Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus*. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., Bd. XXI.
— 1914 b. Das Verhalten der Bienenkönigin und anderer Hymenopterenweibchen bei der Eiablage. Naturw. Wochenschr., N. F. Bd. XIII.
Petrunkewitsch, A. 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XIV.
— 1903. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Parthenogenese. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. XVII.
Schleip, W. 1912. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg. u. Fortsch. d. Zool., Bd. III.
Shearer, C. 1912. The problem of sex determination in *Dinophilus gyrociliatus*. Part. I. The sexual cycle. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. LVII.
Siebold, C. Th. E. v. 1856. Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere. Leipzig.
Zander, E. 1911. Der Bau der Biene. Stuttgart.
— 1914. Das Geschlecht der Bienenlarve. Zool. Anz., Bd. XLIV.
— 1915. Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene. I. Die postembryonale Entwicklung der Geschlechtsorgane. Zeitschr. f. angew. Entom., Bd. II.

# Physiologische Untersuchungen über das pulsierende Gefäfs von Bombyx mori L.

Von **Osvaldo Polimanti.**
(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Perugia.)

## I. Der Einfluss der Temperatur auf den Rhythmus des pulsierenden Gefäßes.

Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf die Zahl der Pulsationen des pulsierenden Gefäßes der Insekten stammen von Newport[1]), der bei *Anthophora retusa* beobachtete, dass, wenn das Tier 1—2 Stunden lang den Sonnenstrahlen ausgesetzt wurde, die Zahl dieser Pulsationen von 100 auf 140 stieg. Yersin[2]) sah, dass die Pulsationen des dorsalen Gefäßes einiger Insekten (Motten, Grillen) einen fast das Doppelte betragenden Unterschied zeigten, wenn die Außentemperatur warm war, im Vergleich mit der bei kalter Temperatur beobachteten Zahl.

Dogiel[3]) studierte zuerst systematisch den Einfluss der Temperatur (0—38° C.) auf das Herz der Larve von *Corethra plumi-*

1) Newport. Artikel „Insecta" in Cyclopaedia of anatomy and physiology by Tood. Vol. VIII, p. 981, London 1839.

2) Yersin, A. Zitiert von M. Girard. Traité élémentaire d'entomologie. T. I, p. 21, Paris 1873.

3) Dogiel. Anatomie und Physiologie des Herzens von *Corethra plumicornis*. Mémoires Académie de St. Pétersbourg VII, 1877 (p. 16, Extrait).

*cornis* und beobachtete, dass eine Erniedrigung der Temperatur seinen Pulsationsrhythmus verlangsamt, während eine Erhöhung derselben ihn beschleunigt. Aus diesen Versuchen schließt er, dass das Herz dieser Larve sich der Temperatur gegenüber wie das Herz der Vertebraten verhält.

In einer Reihe von Untersuchungen, die ich[4]) über das Herz eines Schaltieres (*Maja verrucosa* M. Edw.) ausgeführt habe, studierte ich auch den Einfluss der Temperatur auf den Pulsationsrhythmus des Tieres und wollte sehen, ob das Gesetz von Arrhenius und van't Hoff anwendbar wäre, nach welchem die chemischen Reaktionen infolge jeder Temperaturzunahme von 10° um das Doppelte oder Dreifache zunehmen: $\frac{Kt+10}{Kt} = Q10$.

In dieser Arbeit berechnete ich eben auf Grund dieses Gesetzes die Resultate, die Plateau[5]) erhalten hatte, als er die Pulsschwankungen des dorsalen Gefäßes eines Käfers (*Oryctes nasicornis*) studierte, und ich fand genau: $Q10 = 1{,}46$. Dieses selbe Gesetz wandte ich auf den Atmungsrhythmus bei Fischen[6]) und auf den Rhythmus des embryonalen Herzens von Fischen[7]) an und fand, dass es auch hier innerhalb gewisser Grenzen gilt. In diesen meinen Abhandlungen findet sich die vollständige Literatur über die Anwendung dieses Gesetzes von Arrhenius und van't Hoff auf die Lebenserscheinungen, weshalb ich an dieser Stelle nicht wiederhole, was die verschiedenen Biologen über diese Frage veröffentlicht haben.

Ich hielt es für interessant, systematische Untersuchungen anzustellen über den Einfluss, den die Temperatur auf den Rhythmus des pulsierenden Gefäßes der Larve eines Insektes (*Bombyx mori* L.) ausübt, eines Gefäßes, mit dessen anatomischem Bau sich in jüngster Zeit E. Verson[8]) mit großem Erfolg beschäftigt hat; gleichzeitig wollte ich untersuchen, inwieweit auch in diesem Falle das oben erwähnte Gesetz von Arrhenius und van't Hoff anwendbar sei. Wie wir schon gesehen haben, liegen von derartigen Untersuchungen nur die von Plateau über *Oryctes nasicornis* vor, deren Resultate

---

4) O. Polimanti. Beiträge zur Physiologie von *Maja verrucosa* M. Edw. — I. Herz. Archiv f. Anatomie und Physiologie (physiologische Abteilung), 1913, p. 117—204, Fig. 71 im Text.

5) F. Plateau. Recherches physiologiques sur le cœur des crustacés décapodes. Archives de Biologie, 1880, T. I, p. 595—695, Pl. 2 (XXVI—XXVII).

6) O. Polimanti. Einfluss niedriger Temperaturen auf Pigmentierung und Atmung von *Apogon rex mullorum* C. Bp. Centralblatt f. Physiologie, Bd. XXV, 1912, p. 1209—1213.

7) O. Polimanti. Influence des agents physiques, concentration, température sur l'activité du cœur embryonnaire des poissons. Journal de physiologie et de pathologie générale, 1911, p. 797—808.

8) E. Verson. Sul vaso pulsante della sericaria. Atti del R. Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti T. LVII, parte II, anno 1907—1908. Estratto p. 33, 2 tav.

eben von mir nach der Formel dieses Gesetzes berechnet wurden. Diese meine Versuche machte ich an Larven von *Bombyx mori*, die sich im letzten Lebensalter befanden (Länge 7—7,5 cm). Die Larven wurden derart in Maulbeerblätter enthaltende Gefäße gebracht, dass sie immer Nahrung fanden; diese Gefäße waren doppelwandig, so dass ich mittels eines Stromes von warmem Wasser sehr leicht bewirken konnte, dass die Temperatur des inneren Gefäßes variierte. Die Larven wurden Temperaturen von 15—20—25—30—35—40° C. ausgesetzt; es wurden 20 Reihen von Versuchen ausgeführt und in jeder Reihe wurden 25 Larven beobachtet, die nacheinander Temperaturen von 15—40° C. ausgesetzt wurden. Die Temperatur wurde immer um je 5° C. erhöht und die Larven verblieben mindestens 30 Minuten lang in einer jeden von diesen gesteigerten Temperaturen, nämlich so lange, bis die Zahl der bei allen Larven beobachteten Pulsschläge gleichmäßig geworden war.

Die erhaltenen Resultate bringe ich in Gestalt einer Tabelle:

| Temperatur (in Celsiusgraden) | Zahl der Pulsationen des pulsierenden Gefäßes | Wert von $Q10 = \frac{Kt + 10}{Kt}$ | Bemerkungen |
|---|---|---|---|
| 15 | 34 | — | In dem Maße, wie die Temperatur von 15 auf 35° C. steigt, fressen die Larven mit größerer Gier. |
| 20 | 40 | 1,588 | |
| 25 | 54 | 1,625 | |
| 30 | 65 | 1,388 | |
| 35 | 75 | 1,200 | |
| 40 | 90 | | Bei 40° C. fressen die Larven nicht mehr und sind sehr unruhig. |
| | | Mittelwert 1,450 | |

Mithin ist dieser Wert von $Q10 = 1{,}45$, für das dorsale Gefäß der Larve von *Bombyx mori* bei Temperaturen zwischen 15 und 40° C. fast gleich dem von Plateau gefundenen und von mir für das dorsale Gefäß eines anderen Insektes, des Käfers *Oryctes nasicornis*, für Temperaturen zwischen 24 und 34° C. berechneten ($Q10 = 1{,}46$).

Wir können also schließen, dass innerhalb gewisser Grenzen das Gesetz von Arrhenius und van't Hoff auch für den Pulsrhythmus des dorsalen Gefäßes der Insekten, sowohl im Larvenzustand als bei dem erwachsenen Tiere, in Geltung steht. Zu bemerken ist auch der Umstand, dass, wenn die Temperatur (von 25—40° C.) gesteigert wird, der Wert von Q10 stufenweise allmählich abnimmt, während er zwischen 15 und 30° C. allmählich leicht zunimmt.

## Berichtigungen zu O. Prochnow's analytischer Methode bei den Temperaturexperimenten mit Schmetterlingen.

Von Dr. med. E. Fischer in Zürich.

In Nummer 5 (20. Mai 1914) dieser Zeitschrift ist von O. Prochnow eine kurze Abhandlung: „Die analytische Methode bei der Gewinnung der Temperatur-Aberrationen der

Schmetterlinge" gebracht worden. Obgleich darin mit besonderer Hervorhebung eine, wenn auch späte, Bestätigung meiner bereits vor nahezu 20 Jahren aufgestellten und durch die experimentellen Erfolge seit 1898 als richtig erwiesenen Theorie gebracht wird, so musste ich doch beim Durchlesen eine Anzahl Randbemerkungen und Fragezeichen anbringen, deren Bedeutung ich hier als Ergänzungen und Berichtigungen des Prochnow'schen Aufsatzes darlegen möchte.

Der Verfasser führt zunächst p. 302/03 an, dass alle Experimentatoren dieses Gebietes sich bisher der von den ersten auf diesem Felde tätigen Forschern veröffentlichten Methoden bedient hätten; dieses Verfahren sei, soweit es insbesondere die Bestimmung des kritischen Stadiums betreffe, nicht ausreichend genau und damit stehe das in der Regel nicht günstige Ergebnis der Versuche in Beziehung, indem sich meist neben einigen aberrativ veränderten Stücken eine Menge von Übergangsformen und gar nicht veränderten Faltern ergaben.

In diesen Umständen sieht der Verfasser die Notwendigkeit einer verbesserten, analytischen Methode begründet, wie eine solche in seinem Sinne zur Bestimmung des kritischen oder sensiblen Stadiums der Schmetterlingspuppen bisher noch nicht angewendet worden ist.

Im Anschlusse hieran möchte ich auf eine mir notwendig erscheinende Unterscheidung aufmerksam machen.

Seit der Wiederaufnahme der Dorfmeister-Weismann'schen Temperaturexperimente war man naturgemäß bestrebt, diese Methode nach Erfordernis und Möglichkeit zu verbessern. Da aber nur mit mäßig von der normalen Temperatur abweichenden Kälte- und Wärmegraden experimentiert wurde, indem bei den sogen. Kälteexperimenten ca. + 1 bis + 8° C., bei den Wärmeexperimenten + 35 bis + 38° C. in Anwendung kamen, schien jene ungefähre Bestimmung des kritischen Stadiums, nach welchen die Puppen ziemlich frisch, d. h. im Alter von mehreren Stunden zur Exposition gelangten, annähernd auszureichen. Da von den genannten Temperaturen eine Schädigung nicht gerade zu befürchten war, wurden die Puppen zumeist auch ziemlich frisch und somit noch früh genug, d. h. vor Ablauf des kritischen Stadiums verwendet.

Anders verhielt es sich dagegen, als 1895 von mir jene neuartigen Experimente eingeführt wurden, bei denen Temperaturen unter dem Nullpunkte (— 4 bis — 20° C.) mit intermittierenden Expositionen zur Einwirkung gebracht wurden, wobei alsdann ganz extrem veränderte Formen, sogen. Aberrationen auftraten, die, entsprechend der von mir 1894 aufgestellten Hemmungstheorie in gleicher Weise auch durch sehr hohe Wärmegrade (+ 40 bis + 45° C.)

erzeugt werden konnten. Bei diesen Frost- und Hitzeexperimenten, auf die sich O. Prochnow in seinen Ausführungen bezieht, ergaben die Puppen im allgemeinen zunächst nicht besonders hohe Prozente an Aberrationen, z. T. starben die Puppen auch ab.

Vielleicht lag der Grund davon schon im experimentellen Verfahren selber, z. B. in der Art der Expositionen, da hier, im Gegensatze zu den Kälte- und Wärmeexperimenten, nicht mit 3—4 Wochen lange dauernder und konstanter Einwirkung verfahren wurde, sondern nur einige Tage hindurch täglich etwa einmal je eine bis einige Stunden die Puppen unter dem Nullpunkte gehalten wurden. Immerhin erhielt ich damals 8—25% trotz Verwendung einer geringen Puppenzahl.

In der Verfolgung dieser Versuche beobachtete ich auch weiterhin ein starkes Schwanken der Prozente und es galt daher, die Ursache dieses Schwankens ausfindig zu machen. Der Natur dieser Experimente entsprechend musste zunächst tastend nach dem richtigen Maße der verschiedenen, dabei einwirkenden Umstände wie Temperaturgrad, Dauer und Zahl der Expositionen und der Zwischenpausen gesucht werden. Es hatte sich mir hieraus bald ergeben, dass das Schwanken der Prozente in einer Verschiedenheit im Alter der verwendeten Puppen gelegen sein müsse und dass somit hier eine viel genauere und engere Umgrenzung des sensiblen Stadiums nötig sei, um einerseits die Puppen nicht durch zu frühe Verwendung zu schädigen, andererseits nicht durch zu späte Exposition das kritische Stadium zu verpassen. Eine Anzahl Kontrollversuche ergab bald die Richtigkeit dieser Annahme und zeigte, dass bei exaktem Experimentieren 60—80% und sogar 100% Aberrationen bei verschiedenen Puppenserien und verschiedenen Arten erreicht werden konnten. Inzwischen war Standfuß, der von 1896 an solche Frost- und Hitzeexperimente ausführte, zu einem ganz anderen, gegenteiligen Resultate gelangt, indem er trotz Verwendung einer sehr großen Puppenzahl stets nur etwa 2% aberrativer Falter erreichte. Dieses Ergebnis verleitete ihn zu dem Fehlschlusse, dass die Entstehung der Aberrationen auf einer rein individuellen Veranlagung (individuellen Variabilität) beruhe, die eben nur etwa 2% der Puppen eigentümlich sei und durch die extremen Temperaturgrade alsdann ausgelöst werden könne. Aus diesem Grunde verblieb Standfuß auch weiterhin beim Massenexperiment, in der Meinung, dass nur mit der Zahl der Puppen die absolute Zahl der Aberrationen zunehmen könne; es ist dieser Irrtum ganz besonders auch in seinem 1897 vorgenommenen Vererbungsversuche mit urticae-Aberrationen sowohl in der verwendeten Puppenzahl als in dem prozentualen Ergebnis zum Ausdruck gekommen. — In den Standfuß'schen Versuchen war offenbar gerade die Verwendung großer Puppenmengen,

die der Experimentator für einen besonderen Vorteil und Vorzug hielt, die Ursache der geringen Prozente, weil dabei eine ausreichend genaue Bestimmung des sensiblen Stadiums nicht möglich war. Auch hatte offenbar die Befürchtung, dass die Puppen die tiefen Kälte- und hohen Hitzegrade im frischen Zustande nicht ertragen würden, dazu geführt, sie erst in etwas vorgerücktem Alter zu verwenden; damit war aber das sensible Stadium, das bei Sommertemperatur ohnehin rasch vorübergeht, bereits abgelaufen und die Puppen konnten trotz extremer Temperatureinwirkung keine Aberrationen mehr ergeben.

Gemäß meinen Beobachtungen hatte ich große Puppenserien sogar im Anfang nie angewandt und war nach den oben mitgeteilten Feststellungen sehr bald zu ganz kleinen Serien übergegangen, weil nur so ein richtiges, exaktes Verfahren, insbesondere eine genaue Bestimmung der kritischen Phase und eine gleichmäßige Beeinflussung sämtlicher Puppen durch die Temperatur möglich war. Über die Untersuchungen, die ich über diese Frage 1898 anstellte und über ihre sehr günstigen Ergebnisse habe ich im XIII. Jahrgange der Societas entomologica Nr. 22 und 23 (1899) berichtet („Experimentelle kritische Untersuchungen über das prozentuale Auftreten der durch tiefe Kälte erzeugten Vanessen-Aberrationen") und ließ 1901 in Nr. 7 und 8 der gleichen Zeitschrift eine zweite Publikation folgen, die sich außer mit der Frage nach den höchstmöglichen Prozenten auch mit dem Mindestmaße der Expositionsdauer und der Hitzegrade befasste. Als sicher feststehend hatte sich damals das Resultat ergeben:

1. dass es tatsächlich möglich ist, sämtliche Puppen zur Annahme des aberrativen Kleides zu zwingen, also 100% zu erreichen;
2. dass es eine nur einigen wenigen Individuen zukommende aberrative Schwankungsfähigkeit nicht gibt, sondern dass diese Anlage jeder Puppe eigen ist.
3. dass somit geringe Prozente nicht auf individueller Disposition der Puppen, sondern in einem experimentellen Fehler beruhen müssen und
4. dass sämtliche Puppen bei genau gleicher experimenteller Behandlung auch durchweg in gleicher Weise sich verändern, also Aberrationen ergeben, die sich in der gleichen Entwickelungsrichtung bewegen.

Ein Vergleich dieser vor 15 Jahren sicher gestellten Tatsachen mit den neulich von O. Prochnow bekannt gegebenen lässt eine bemerkenswerte Übereinstimmung erkennen.

Was nun die zur Bestimmung des kritischen Stadiums von mir seinerzeit gewählte Methode betrifft, so hatte ich sie nach zwei, sich gegenseitig ergänzenden Richtungen hin vorgenommen,

nach einem bestimmten Grade der Abnahme des Hautglanzes und, nach dem Härtegrad der Chitinhaut der Puppe. Ich hatte auf diesem Wege feststellen können, dass die Puppe dann eine genügende Widerstandsfähigkeit gegen die extreme Temperatur und zugleich eine noch ausreichende Sensibilität für dieselbe besitzt, wenn der feuchte Hautglanz auf den Flügelscheiden eben verschwunden, auf der dazwischen gelegenen Rüsselscheide aber noch vorhanden ist.

Da diese Abnahme des Glanzes natürlich mit einer zunehmenden Erhärtung der Chitinhaut einhergeht, so zog ich auch den Härtegrad der Hinterleibsringe, also den Grad der Nachgiebigkeit gegen einen leichten, mit stumpfer, schräg gestellter Nadel ausgeübten Druck zur Beurteilung heran.

Die positiven Erfolge der nach dieser Bestimmung vorgenommenen Frostexperimente ergeben sodann, dass diese zwei Zustände, d. h. ein bestimmter Grad der Härte und des Glanzverlustes mit dem Höhepunkt des sensiblen Stadiums und der ausreichenden Resistenz gegen Frostgrade zeitlich zusammenfallen. In jenen beiden Zuständen der Chitinhaut war somit ein Indikator für das sensible Stadium gefunden.

Es muss nun allerdings gesagt werden, dass die hier erwähnte Art der Bestimmung ein großes Maß persönlicher Erfahrung und Übung voraussetzt und dass bei gewissen Arten, wie z. B. denen der Gattung *Argynnis*, die Beurteilung des feuchten Hautglanzes schwieriger ist, weil diese überhaupt nie eine matte Oberfläche erhalten, sondern mit dem Erhärten einen lackähnlichen Glanz annehmen, während andererseits der Härtegrad der Chitinhaut bei verschiedenen Arten der Gattung *Apatura*, *Limenitis* u. a. ein verschiedener ist.

Demgegenüber besitzt nun die Prochnow'sche Methode den Vorteil, dass sie diese subjektive Erfahrung, die bei meiner Methode eine nicht geringe Rolle spielen wird, durch ein rein physikalisches Messverfahren ersetzt.

Aber dieser Vorzug wird z. T. dadurch wieder vermindert, dass nicht nur für jeden Temperaturgrad innerhalb der Tagestemperatur von etwa $+17^{0}$ bis $+25^{0}$ C., sondern auch für jede Puppenart eine besondere, sehr umständliche Bestimmung der Entwickelungsgeschwindigkeit nötig ist, wie sie Prochnow p. 306 in einer Tabelle für vier Vanessen bereits aufgestellt hat und dass ferner, nachdem diese Maße ermittelt sind, der Experimentator genötigt ist, beständig auf den Zeitpunkt, in dem sich jede Raupe verpuppt, auf die jeweilen herrschende Temperatur, in der sich die Puppe vor Beginn des Experimentes befindet und auf den Termin, der seit der erfolgten Verpuppung verstrichen ist, Obacht zu geben, wenn er das Richtige treffen will, während die Bestimmung des

kritischen Stadiums nach meiner Methode von diesen drei Faktoren in weitem Maße unabhängig und darum insofern einfacher ist; auch gestattet sie, sofern es Zeit und Umstände erfordern, und z. B. die erste Exposition verschoben oder Puppen von verschiedenem Alter miteinander exponiert werden sollen, durch Verbringen der Puppen in kühlere oder höhere Temperatur den Eintritt und Ablauf des kritischen Stadiums zu verzögern bezw. zu beschleunigen, während ein solcher Temperaturwechsel bei der analytischen Methode Prochnow's eine umständliche rechnerische Kontrolle erfordern würde.

Aus den beiden vorausgegangenen Abschnitten ergibt sich somit, dass das von mir angewandte Verfahren mit seinem Endeffekt von 80—100 % Aberrationen wohl ebenso leistungsfähig ist wie das von O. Prochnow angegebene und dass die dabei befolgte Methode zur möglichst sicheren Umgrenzung des sensiblen Stadiums auch als eine wissenschaftliche bezeichnet werden darf.

Wenn übrigens von solch hohen Prozenten die Rede ist, so bezieht sich eine solche Angabe zunächst immer auf die Arten der Gattung *Vanessa*, die von allen bekannten wohl am leichtesten zur Aberrationsbildung neigen und mit denen darum von jeher und vorherrschend experimentiert zu werden pflegt, und auch die Prochnow'schen Angaben beziehen sich, wie aus dem Text seiner Abhandlung zu entnehmen ist, nur auf die Vanessen. Entsprechend verhalten sich nach meinen Beobachtungen auch die nächstverwandten Gattungen *Polygonia* und *Pyrameis* u. a. Aber hohe und höchste Prozente bei allen diesen Gattungen würden meines Erachtens noch nicht zu der Annahme berechtigen, dass die analytische Methode auch bei den Arten fernerstehender Gattungen gleich gute Resultate ergeben müsse. Abgesehen davon, dass es Arten geben kann, bei denen eine sensible Phase wahrscheinlich überhaupt nicht vorkommt, bringen auch wirklich „reaktionsfähige" Arten dem Temperaturexperiment andere Eigenschaften entgegen als die Vanessen. Der Unterschied scheint durch ihr Vorleben im Ei- und Raupenstadium bedingt zu sein; denn da die Vanessen im Ei- und Raupenstadium gesellschaftlich, d. h. nesterweise leben, sich also unter annähernd gleichen äußeren Einflüssen und zwar zumeist in der warmen Jahreszeit entwickeln, bringen auch ihre Puppen durchweg gleiche Beanlagungen mit, wenn sie dem Experiment unterworfen werden und verändern sich, falls für wirklich (nicht bloß scheinbar) gleiche Beeinflussung aller Puppen in jeder Hinsicht gesorgt wird, auch in gleicher Weise, d. h. es treten sehr hohe Prozente ganz gleichsinnig und sogar gleich stark veränderter Aberrationen auf. So habe ich wiederholt Serien von 50—100 Puppen von *Vanessa urticae* probeweise im Frost exponiert und aus sämtlichen Puppen stark veränderte Aberrationen von einer fast ermüdenden Gleichförmigkeit erhalten.

Abweichend davon verhalten sich schon die *Argynnis*-Arten und zwar offenbar zufolge einer anderen Lebensweise: sie überwintern nicht wie die Vanessen im Falterstadium, sondern als ganz junge oder halb erwachsene Raupen, leben ganz zerstreut und sind individuell verschiedenen klimatischen Einflüssen ausgesetzt. Standfuß hat auf Grund negativer Resultate angenommen, dass die *Argynnis*-Arten und überhaupt alle als Raupen überwinternden Arten nur durch Hitze, aber niemals durch Frostgrade Aberrationen ergeben. Diese Annahme ist indessen als unrichtig erwiesen, denn auch die *Argynnis*-Arten ergeben z. B. beim Frostexperiment ebenso gut und ebenso hochgradig veränderte Aberrationen wie die Vanessen, ohne dass etwa stärkere Frostgrade nötig wären, aber man muss entsprechend ihrer anderen Konstitution die Frosteinwirkung etwas anders gestalten.

Einen ganz auffallenden Gegensatz zu allen diesen genannten Arten bilden nun aber jene, die (wenigstens in einer Generation) im Puppenstadium überwintern und sehr wahrscheinlich wird für diese die Prochnow'sche Methode nicht ohne weiteres eine Anwendung finden können, denn nach bisher gemachten Erfahrungen tritt bei diesen das sensible Stadium nur bei den Puppen der Sommergeneration im Anfange, bei den Puppen der Wintergeneration dagegen erst am Ende der Puppenentwickelung auf und nach der nach erfolgtem Experiment festgestellten, sehr verschiedenen Dauer bis zum Ausschlüpfen des Falters und anderweitigem Verhalten muss man schließen, dass entweder die sensible Phase je nach Individuum in verschiedenen Altersstadien eintritt, oder aber, dass es im Leben dieser Puppen mehr als eine solche gibt.

Als eine weitere Vereinfachung seiner Methode führt O. Prochnow an, dass er nur eine einzige Exposition benötige, um selbst die vom Typus am meisten entfernten Aberrationen zu erzielen. Wenn man sich den Gang der Flügelentwickelung vergegenwärtigt, so kann schon theoretisch abgeleitet werden, dass eine einzige Exposition genügt und nicht nur bei Frost-, sondern namentlich bei Hitzeexperimenten sind schon vor Jahren von C. Frings, mir und anderen sehr kurze einmalige Expositionen angewendet und dabei stark veränderte Aberrationen erreicht worden. Ich ziehe es aber doch immer vor, 2—3 (selten 4) Expositionen vorzunehmen, weil so eine gleichmäßigere und wohl auch kräftigere Farbengebung möglich ist. Die Hinter- und Vorderflügel entwickeln sich nämlich, wie zuerst Bemmelen nachgewiesen und Standfuß zur Erklärung der oft nicht gleichzeitigen Veränderung derselben herangezogen hat, nicht zur gleichen Zeit; die Hinterflügel färben sich früher als die Vorderflügel und Kontrollversuche mit extremen Temperaturen haben ergeben, dass auch das kritische Stadium der Hinterflügel früher eintritt; aber noch bevor es abgelaufen ist, be-

ginnt auch dasjenige der Vorderflügel; sie fallen also in einem gewissen Zeitpunkte teilweise zusammen, und wird die Puppe in diesem Zeitpunkte exponiert, so können Hinter- und Vorderflügel gleichzeitig und ausreichend durch diese einmalige Einwirkung verändert werden. Aber es will mir scheinen, dass in diesem Falle die beiden sensiblen Zustände einander nicht ganz gleichwertig seien und wahrscheinlich liegt darin der Grund, weshalb bei den Prochnow'schen Versuchen eine „nicht unbedeutende Variabilität von störendem Einfluss" war und nicht in allen Versuchen ein vollprozentiges Resultat erreicht wurde; denn wenn man die sensibeln Stadien der Hinter- und Vorderflügel in ihrem An- und Abschwellen als zwei wellenförmige Kurven dargestellt denkt, so würde der absteigende Schenkel der ersteren Kurve (also für die Hinterflügel) etwa in halber Höhe von dem eben ansteigenden der zweiten (also für die Vorderflügel) geschnitten werden. Absteigender und aufsteigender Schenkel der beiden Kurven werden aber, auf die physiologischen Prozesse der entsprechenden Flügelpaare bezogen, nicht gleichwertig sein; die Hinterflügel werden also von der extremen Temperatur in einer etwas anderen Verfassung getroffen als die Vorderflügel. Anders verhält es sich aber, wenn zwei Expositionen vorgenommen werden, von denen die erste im Höhepunkt des kritischen Stadiums der Hinterflügel (im Gipfel der ersten Kurve), die zweite in dem der Vorderflügel erfolgt, die beide einander eher gleichwertig sind als in dem vorhin angeführten Falle. Eine dritte und eventuell vierte Exposition kann dann dazu dienen, den bereits erreichten Effekt zu festigen oder zu verstärken. —

Als Ergebnis seiner Prüfungen hat Prochnow beobachtet, dass jede Puppe der untersuchten Arten eine Aberration ergeben kann und dass alle Aberrationen einer Art, die aus dem gleichen Experiment hervorgehen, in der gleichen Richtung vom Typus abweichen, und er schließt daraus:

1. dass jede Puppe die Anlage zur Aberration in sich trage;
2. dass daher die Aberrativität eine normale (nicht pathologische) Eigenschaft jeder Puppe sei und
3. dass die Aberrationen als Rückschläge (Atavismen) aufgefasst werden müssen.

Jede dieser Beobachtungen und Schlussfolgerungen ist eine volle und fast wörtliche Bestätigung jener Lehrsätze, die ich in früheren Publikationen und auch im Spuler'schen Werke („Die Schmetterlinge Europas") aufgestellt habe. Nur die Art, wie Prochnow seine Auffassung der Aberrationen als Rückschläge begründet, kann ich nicht für richtig halten.

Dass die Aberrationen nicht bloß individuelle Farbenspiele oder gar krankhafte Gebilde sind, ist experimentell und durch gewisse Normalformen unserer Fauna erwiesen. Ob sie aber Formen

einer fernen Vergangenheit oder aber der Zukunft sind, ist nicht leicht zu bestimmen; vieles spricht immerhin dafür, dass sie progressive oder Zukunftsformen sein können. Aber vielleicht sind unsere Ansichten über Rückschlag und Zukunftsformen überhaupt nicht ganz richtig und bedürfen einer Neugestaltung. Prochnow macht wohl selber eine entsprechende Andeutung, wenn er p. 303 von einem „wenigstens partiell atavistischen Charakter" spricht. Aus dem Umstande aber, dass alle Puppen in der gleichen Richtung aberrieren, folgt, wie mir scheint, durchaus noch nicht, dass die Aberrationen Rückschläge sein müssten. Mit gleicher Berechtigung könnte man sie auf jene Tatsache hin als reine Reaktionsprodukte im Sinne von Neubildungen auffassen, denn da z. B. unter normalen Verhältnissen sämtliche Puppen einer Vanessenart Falter ergeben, die einander zum Verwechseln gleichen, so müssen solche Puppen auch gleiche Eigenschaften (ohne individuelle Neigung zu Abirrungen) in sich tragen; folglich werden solche Puppen auf gleiche experimentelle Behandlung, z. B. mit Frost von $-12^{0}$ C., auch in gleicher Weise reagieren, also in gleicher Richtung vom Normaltypus abweichen, so dass man diesen Vorgang bildlich etwa durch den mathematischen Lehrsatz ausdrücken könnte: Gleiches zu Gleichem addiert, gibt Gleiches. Daran wird nichts Wesentliches geändert, wenn man die Wirkung der Frost- und Hitzegrade als eine die Entwickelung hemmende auffasst.

Prochnow stellt zwar p. 307 in Aussicht, dass der Nachweis des Rückschlages durch früheren oder späteren Beginn der Temperatureinwirkung möglich sein könnte, weil auf diese Weise ein älteres bezw. jüngeres phyletisches Zeichnungsstadium bei der ontogenetischen Wiederholung festgehalten werden könnte. Es ist jedoch wahrscheinlicher, dass hierbei nicht bloß die frühere oder spätere Exposition, sondern die Stärke und Dauer der Frost- oder Hitzegrade den Ausschlag geben und darum der von Prochnow vermutete Entscheid auf diesem Wege nicht möglich ist.

## Die rechnenden Pferde.

### Erwiderung auf C. Schröder's Kritik.

Von K. C. Schneider, Wien.

Erst vor kurzem erhielt ich — ich wohne, da seit 2 Jahren beurlaubt, nicht in Wien — Kenntnis von einem Artikel C. Schröder's, Berlin, im Biolog. Centralblatt (Nr. 9 des XXXIV. Bandes), der die rechnenden Pferde behandelt und sich vor allem gegen meine in Nr. 3 des XXXIII. Bandes entwickelte Auffassung über die Leistungen der Elberfelder Pferde wendet. Anderweitige Arbeiten hielten mich ab, den Angriff sogleich zu beantworten; auch kann ich ihm keinen besonderen Wert beilegen und antworte auch

jetzt nur, weil Schröder mir Ansichten unterschiebt, die ich nicht geäußert habe. Der Angriff ist typisch für die vulgäre Art und Weise, wie man Angaben von Gegnern behandelt. Schröder kann meinen Artikel nur ganz flüchtig gelesen haben, jedenfalls hat er ihn nicht verstanden; die Polemik wäre andernfalls ganz überflüssig gewesen.

Meine Ansicht lautete dahin, dass die Rechenleistungen der Krall'schen Pferde nicht dafür beweisend sind, dass sich die Menschen aus den Tieren entwickelt haben. Denn die mathematische Veranlagung ist eine apriorische und wird nicht durch Erfahrung erworben; auch haben die Pferde nicht das geringste Bestreben, sie durch Übung zu vervollkommnen. Nun wendet Schröder mir zunächst ein, dass die Pferde ja nicht nur rechnen, sondern auch reden sollen. Als wenn ich das nicht selbst gewusst und auf p. 178 erwähnt hätte! Aber dass Tiere reden können, das habe ich bereits früher anerkannt und in dieser Hinsicht konnten mich die Pferde nichts Neues lehren. Die mathematische Veranlagung aber bei Tieren hatte ich bestritten, weil Mathematik mir, auf Grund der Lektüre logistischer Schriften, echt logischer Natur zu sein schien, was ich jetzt nicht mehr annehme. Ich bestreite nicht im geringsten, dass man die Mathematik weitgehend logisch vertiefen kann — sind doch die Metageometrien derart entstanden —, aber es kann meiner Meinung nach nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass es auch einen Formen- und Zahlensinn gibt, die imstande sind, schwierige Aufgaben einfach durch Anschauung zu lösen. Nur so verstehen wir die Fälle abnormen mathematischen Talents bei Kindern und Idioten und — eben auch bei den Pferden! Denn dass die wirklich rechnen, das ist durch Schröder's Behauptungen nicht im geringsten widerlegt.

Dies zur Einleitung. Wer mich widerlegen will, der muss vor allem zeigen, dass die Mathematik empirischer, nicht apriorischer Natur ist. Schröder macht es sich bequem. Er unterschiebt mir als Gewährsmann Schopenhauer und da kommt er leicht zurecht. Ich habe mich aber in dieser Hinsicht gar nicht auf Schopenhauer berufen, denn dieser verstand von Mathematik vielleicht sogar noch weniger als ich. Ich berief mich (p. 172) auf Couturat, Russel und Royce, also auf echte Mathematiker, und hätte auch Hilbert, Voss, Dedekind, Cantor und viele andere zitieren können, wenn ich das für nötig gehalten hätte. Es dürfte schwer sein, diese Denker zu widerlegen, jedenfalls genügt mir ihre Autorität gegenüber Schröder, dessen Einwände herzlich schwach sind. So sagt er p. 598: „Schon die Tatsache, welche bekannt genug ist, dass verhältnismäßig nur wenige Menschen in das Verständnis dieser Wissenschaften (nämlich der höheren Analysis und deren Anwendung auf die Geometrie) einzudringen ver-

mögen, hätte verhindern sollen, in der Mathematik ein apriorisches Vermögen zu sehen.“ Ich folgere aus dieser Tatsache gerade das Gegenteil von Schröder. Mathematik setzt eben ein angeborenes Spezialtalent voraus, eines, von dem der Mathematiker Pasch in Gießen sagen konnte, es müsste der menschlichen Natur im Grund zuwider laufen (zitiert aus Pringsheim's Artikel: Wert und Unwert der Mathematik, in Zukunft Bd. 12, Nr. 34, p. 308). Im Reden bringen wir es alle durch Übung weit, im Rechnen versagen offenkundig sehr viele rasch; wie kann man da folgern, es wäre Mathematik aus dem Empirischen abzuleiten? — Übrigens kenne ich Mach's und anderer Autoren Gründe für eine empiristische Theorie der Mathematik, finde durch sie aber die Argumente der oben zitierten Denker nicht entwertet.

Schopenhauer habe ich nicht in Hinsicht auf die Apriorität der Mathematik zitiert, sondern in Hinsicht auf eine besondere anschauliche Evidenz in dieser. Er redet von einer ratio essendi in der Geometrie und Arithmetik, die er mit Nachdruck von der ratio cognoscendi im Logischen unterscheidet und aus der räumlichen und zeitlichen Form des Bewusstseins — mit Kant — ableitet. Die ratio essendi wird in der Geometrie selbst von Couturat anerkannt und in der Arithmetik vertritt sie z. B. Voss, der da sagt: Es handelt sich in der Mathematik um die extensiven Größen im Sinne von Kant, und der die Arithmetik direkt als „Wissenschaft von der Zahl“ von der Logik unterscheidet (siehe: Über das Wesen der Mathematik, 2. Aufl., 1913). Bei Natorp (Die logischen Grundlagen der Naturwissenschaften) und bei Poincaré (Wissenschaft und Methode) findet sich entsprechendes. Überall wird anerkannt, dass die Logik zwar für die Entwickelung der Mathematik höchste Bedeutung hat, dass dieser aber auch eigene Bestandteile zukommen, die sie von der Logik zu unterscheiden gestatten. Eben diese Besonderheiten sind es, an die wir anknüpfen müssen, um das Pferdethema zu bewältigen. Das ist aber ein Punkt, der mit der Aprioritätsfrage gar nichts zu tun hat. Schröder muss meinen Artikel sehr flüchtig gelesen haben, dass er mir betreffs Schopenhauer so Unrichtiges nachsagen konnte.

Über die Komplexität der Mathematik möchte ich hier ein kurzes Wort einflechten. Wir haben an ihr vier Komponenten zu unterscheiden. Die erste und sozusagen natürliche Komponente ist die Anschaulichkeit der Mathematik. Insofern es sich in ihr um extensive Größen, also um Formen (in der Geometrie) und um Zahlen (in der Arithmetik) handelt, herrscht Anschaulichkeit in ihr, über deren Grenzen sich nicht ohne weiteres bestimmtes aussagen lässt. Wenn Schopenhauer meint, dass unsere unmittelbare Anschauung der Zahlen nicht weiter als etwa bis Zehn reicht, so scheint mir das ebenso unzulänglich, wie wenn Georg Müller,

Göttingen, in der Umschau (1912) meint, dass die hervorragenden rechnerischen Leistungen eines Mathematikers aus dem bloßen sinnlichen visuellen Gedächtnis nicht zu erklären sind. Anschauung der Zahlen ist etwas ganz anderes als visuelles Gedächtnis und in ihrem Gegebensein vermutlich größten Differenzen unterworfen. Man untersuche die abnormen Fälle — aber nicht bei methodisch vorgehenden Mathematikern — genauer und wird jedenfalls ganz unerwartete Aufschlüsse über einen „Zahlensinn" erhalten. — Die zweite Komponente an der Mathematik ist die Logik. Diese hat es im Grunde gar nicht mit Zahlen und Formen zu tun, sondern mit den Operationen des Bewusstseins dabei, für die sie grundlegende Gesetze als Normen, die auf jeden Fall zu befolgen sind, aufstellt. Sie ist neben dem anschaulichen Teil der gesetzgeberische in der Mathematik. - Die dritte Komponente bedeutet die wissenschaftliche Erforschung des Gegenstandes, die einerseits als Methodenlehre zu charakterisieren ist, anderseits die Gründe, aus denen heraus Mathematik entstanden ist, untersucht. — Die vierte Komponente endlich wäre die Anwendung der Zahlen auf die Erfahrung, worüber weiteres nicht ausgesagt zu werden braucht.

Selbstverständlich macht es zurzeit große Schwierigkeiten, die einzelnen Komponenten scharf zu unterscheiden, was aber an ihrer Existenz zu zweifeln nicht gestattet. Es ist ein wahres Glück, dass wir die Elberfelder Pferde haben, die zur genaueren Untersuchung des Gebietes drängen. Krall hat in dieser Hinsicht große indirekte Verdienste, die sich allmählich mehr und mehr werden bemerkbar machen.

Nun weiter zum Thema. Schröder benutzt die Erfahrungen an Kindern, um Krall zu widerlegen. Das ist eine ganz unzulängliche Beweisführung. Jede neue Erfahrung kann unser Wissen in irgendeiner Hinsicht sprengen; weil Menschen fast durchweg nur langsam im Rechnen vordringen, kann doch bei Pferden ein besonderer Zahlensinn gegeben sein, der sie spielend vorwärts führt. Und Kinder sollen „denkend" rechnen lernen! Das heisst gerade: wenn sie einen angeborenen Zahlensinn haben, so dürfen sie ihn doch nicht anwenden, weil sie beim Rechnen zugleich Denken lernen sollen. Man hindert sie an dem, was eigentlich das Natürlichste ist, und schließt dann auf geringe Veranlagung! Ich habe gar nichts gegen die heutige Lehrmethode einzuwenden, denn Denken ist mir auch wichtiger als Rechnen. Ferner habe ich gar nichts dagegen gesagt, dass das Rechnen, so wie es in den Schulen betrieben wird, ein vorzügliches Mittel der menschlichen Geistesbildung sei, wie Schröder auf p. 601 anzudeuten sucht. Ich habe weiterhin nicht im geringsten behauptet, dass das Rechnen die Mathematik erschöpfen soll, wie es auf p. 598 heisst. So schlecht ich in Mathematik unterrichtet bin, so weiß ich doch auch etwas von höherer

Analysis und habe den höchsten Respekt vor ihr. Aber wer beweist, dass Differentiationen und Integrationen nur mit Hilfe der Logik möglich sind? Und sind etwa die Menschen so rasch zur höheren Analysis gekommen? Von der Funktionenlehre, vom Koordinatenbegriff, vom Infinitesimal und Integral hatten die Alten noch keine Ahnung und waren doch zweifellos tüchtige Mathematiker. Ich weiß eigentlich nicht, was mir Schröder mit seinen diesbezüglichen Ausführungen am Zeuge flicken will. Was ihm gerade einfällt und für seinen Begriff passt, daraus macht er eine Waffe gegen mich, mag ihre Anwendung an sich auch ganz sinnlos sein.

Vor allem freut ihn, was ich über das eventuelle Zählen der Bienen bei ihren Arbeiten, über das Rechnen des Hundes beim Sprunge sage, und er benutzt es, mich durch einen Witz abzuführen. Ich fühle mich dadurch nicht geschlagen, denn meiner Überzeugung nach spielen sich in der Psyche eines Insekts und eines Säugers mehr Prozesse ab als wir jetzt ahnen. Ohne dass sie deshalb dächten! Schröder meint (p. 603): Die Aufnahme von Einheiten im Rhythmus und das Zählen sind grundverschiedene Dinge. Woher weiß er das? Ich möchte doch wissen, wie er einen Rhythmus beim Mangel einer formativen (numerativen) Komponente des Bewusstseins überhaupt feststellen könnte. Das Messen und Zählen spielt beim kleinen Kind schon eine Rolle, wenn es erfasst, dass die Umgebung ihm nicht direkt am Auge klebt, sondern distanziert ist; wenn es überhaupt eine Vielheit unterscheidet. Logisch bleibt das ganz unbewusst und darum behaupten dann die Schulmeister, dass Kindern das Rechnen so schwer falle, wenn sie es denkend meistern sollen; aber in der Anschaulichkeit kann vieles bereits bewältigt sein, bevor der Verstand sich ihm zuwendet, es entwertet und neue Grundlagen schafft. Warum stellte denn ein Helmholtz die Lehre von den unbewussten Schlüssen zur Erklärung der Raumanschauung auf? Weil er zugeben musste, dass unbewusst — ich wiederhole nochmals: denkend unbewusst! — Hervorragendes geleistet wird bei Abschätzung einer Entfernung. Darum ist die mathematische Befähigung eines Hundes nicht ohne weiteres abzulehnen, von den Bienen ganz zu geschweigen. Es ist billig, Witze darüber zu reißen; besser wäre ein wenig Vertiefung in die Probleme.

Wie wenig überhaupt die Logik bei der Behandlung des Pferdeproblems strapaziert wird, das zeigt folgende Bemerkung Schröder's. Er betont, dass neuerdings viel Stimmen über den offenkundigen Rückgang der Pferde in Hinsicht auf ihre sogen. Leistungen berichten, und findet darin einen Gegenbeweis gegen deren Können. „Während der Unterricht . . . den Menschen zu fortschreitender Vertiefung und höherer Leistung auf geistigem Gebiete, immer mehr innerem Zwange folgend, treibt, ist das Verhalten der Pferde nie

über die Mohrrübendressur hinausgegangen" (p. 609—610). Aber wie kann denn der Rückgang der Pferde etwas beweisen, wenn man ihnen eigene Fähigkeiten bestreitet und behauptet, dass ihre Leistungen nur das Können Krall's spiegeln? Dann würde höchstens folgern, dass der Lehrer an Fähigkeit zurückgegangen ist, was eben an den Tieren zum Ausdruck käme. Nicht sie versagen, sondern der, der sich mit ihnen abgibt. Mir ist gerade dieser Rückgang Beweis, dass die Tiere selbständig gearbeitet haben. Dass weder unbewusste noch bewusste Hilfen sie nötigten, noch das Gedächtnis, das Schröder auch sehr betont, für ihr Können in Betracht kommt. Warum sollten denn Krall und andere Experimentatoren nicht mehr so gut rechnen wie früher? Warum sollte das Gedächtnis bei jungen Tieren so rasch nachlassen? Der eigentliche Grund liegt auf der Hand: das Können der Pferde war ihnen, wenn auch möglich, doch nicht naturgemäß, und deshalb wurde es allmählich wieder von den natürlichen Trieben übertönt, nachdem es eine Zeitlang künstlich aufrecht erhalten worden war.

Mir ist der ganze Angriff Schröder's gegen mich eigentlich unbegreiflich. Er kann mir nicht den geringsten Widerspruch nachweisen und steht im wesentlichen ganz auf meinem Grund und Boden, nämlich auf der Anschauung, dass die Befunde an den Pferden für die Entwickelungslehre nichts beweisen. P. 608 sagt er: Einem solchen Ansteigen (d. h. einer progressiven Evolution) würden die Leistungen der Pferde, wenn sie auf ihrem eigenen Denkvermögen beruhten, ganz bestimmt widersprechen." Da möchte ich schier fragen: Wozu der Lärm? Um so mehr als ich im Grunde ja nur darlege, wie man sich die Leistungen der Pferde zu erklären vermag, vorausgesetzt, dass sie wirklich gegeben sind! Wohl wahr, ich nehme an, dass sie wirklich gegeben sind, da ich sie mir eben zu erklären vermag. Aber selbst festgestellt habe ich doch gar nichts und dass Krall nicht sich hätte irren können, kann ich auch nicht behaupten. Selbst wenn er sich geirrt hat, kann das meine Theorie nicht berühren. Die Möglichkeit, dass höhere Tiere rechnen können, würde ich auch dann noch vertreten, denn an den Grundlagen meiner Theorie kann ich nicht zweifeln, weil sie logisch entwickelt sind. Ich habe es schon in meinem Artikel betont und betone es nochmals, dass ohne grundlegende Hypothesen Wissenschaft überhaupt nicht möglich ist und halte eine Hypothese für viel wichtiger als eine Tatsache; denn Tatsachen kann man immer finden, Hypothesen liegen aber nicht auf der Straße herum. Und hat etwa Schröder nicht eine grundlegende Hypothese, von der er bei seinen Erörterungen ausgeht? Auch nach ihm, wie nach mir, sollen die Pferde nicht denken können — wenigstens spricht das deutlich aus jeder Zeile seines Artikels, wenn er auch am Schlusse sagt: seine Weltanschauung würde an „denkenden" Tieren

keinen Schiffbruch leiden. So ist es denn nur die Beurteilung der Mathematik, die uns eigentlich trennt. Aber auch da sind die Differenzen überbrückbar, ja sie sind vielleicht gar nicht vorhanden, sondern beruhen nur auf Missverständnissen. Wenn Schröder sich ein wenig mehr Mühe gibt, mich nicht misszuverstehen, so werden wir uns ganz gut zusammenfinden.

Zum Schlusse möchte ich einen Wunsch aussprechen. Man möge sich doch nicht solche Blößen geben als es die Art und Weise, wie man über Krall's Vorgehen redet, bedeutet. Ist es nicht geradezu empörend, wie dieser doch auf jeden Fall verdienstvolle Mann, dessen Glaubwürdigkeit alle, die ihn kennen, betonen, von seinen Gegnern behandelt wird? Sind seine Methoden nicht einwandfrei, so prüfe man die eigenen, ob sie besser sind. Wie Schröder vorgeht, das habe ich oben charakterisiert; ich finde nicht, dass seine logische Behandlung der Themen einwandfrei sei. Er wirft unter anderem Krall vor, dass er mit seinen Untersuchungen eine vorhandene Anschauung beweisen wollte und findet darin den gänzlichen Mangel an wissenschaftlich prüfendem Zweifel bei ihm (p. 595—596). Ja, ist das nicht geradezu ein Nonsens, den er da ausspricht? Sind nicht die wahrhaft großen bewundernswerten Entdeckungen, z. B. eines Hertz, Paul Ehrlich, Arrhenius u. a. allein durch vorweggegebene Hypothesen, die in Experimenten verifiziert wurden, möglich geworden? Wie ich schon sagte: Hypothesen sind wichtiger als Tatsachen, denn sie führen unbedingt zu Tatsachen, während der umgekehrte Weg nur ein zufälliger ist. Wieviel Kritik bei solchen Verifikationen aufgewendet wird, das kann der Fernstehende oft nur sehr schwer ermessen.

Wie stand es bei Abfassung des berüchtigten Protestes gegen Krall, den so viel Zoologen unterschrieben? Gingen die etwa nicht von einer vorgefassten Meinung aus? Ich anerkenne zwar, dass jeder Standpunkt ein Recht auf Selbstverteidigung hat, denn in gewisser Hinsicht ist er sicher unangreifbar; aber es wirkt deprimierend, wenn nun ein Gegner gleichsam vogelfrei erklärt und über ihn ein Gift ausgespritzt wird, das nur den also Vorgehenden schändet. Der Protest war wahrhaftig kein Ruhmesblatt in der Geschichte der modernen Zoologie.

Äußerst kritiklos mutet es mich auch an, wenn man Krall immer wieder den Vorwurf macht, dass er wissenschaftliche Kommissionen zur Untersuchung seiner Pferde ablehne. Die heutigen physiologischen Untersuchungsmethoden des Seelischen können dessen Feinheiten absolut nicht gerecht werden; es bedarf eines Kontakts von Seele zu Seele, wenn so schwerwiegende Probleme geprüft werden sollen. Gerade neuerdings arbeitet die Psychologie des Denkens neue Methoden aus, über die Külpe zusammenfassend in einem Artikel der internat. Monatsschr. f. Wissenschaft, Kunst und

Technik: Über die moderne Psychologie des Denkens (1912), berichtet. Da lesen wir, wie wenig die alten Methoden sich bewährt und wie viel überraschend Neues die moderne Behandlung bereits zutage gefördert hat. Man hat das Denken als etwas Selbständiges sozusagen überhaupt erst entdeckt. D. h. meiner Ansicht nach handelt es sich nicht um das Denken, sondern um eine besondere gnostische Anschauungsweise, auf die ich in meinem tierpsychologischen Praktikum ausführlich eingegangen bin. Jedenfalls um ein psychisches Geschehen handelt es sich, das bis jetzt noch nicht genauer gewürdigt wurde, gerade aber auch in Hinsicht auf höhere Tiere in Betracht kommen dürfte. Von ihm ausgehend sollte man sich der mathematischen Veranlagung zuwenden, da wäre vielleicht eine neue Einbruchspforte zu gewinnen. Auch an Freud's psychoanalytische Methode und an Ach's Methoden der Bestimmung indeterminierter Handlungen möchte ich erinnern. All diese neuen Methoden zeigen, wie heutzutage in der Psychologie alles in Fluss ist, und da will man es Krall verübeln, dass er gegen die Anwendung unzulänglicher alter Methoden, noch dazu durch Kommissionen, bei seinen Pferden sich ablehnend verhält. Recht hat er, tausendmal recht! Und er hat den Trost, dass auch besonnene Naturforscher ihm zustimmen. Jedenfalls wird er die Zukunft auf seiner Seite haben.

Spitz a. Donau, 15. Dez. 1914.

---

## W. T. Sedgwick und E. B. Wilson. Einführung in die allgemeine Biologie.

Autorisierte Übersetzung von R. Thesing. 8. X und 302 S. Leipzig und Berlin 1913. B. G. Teubner.

Die Bücher über allgemeine Biologie sind in den letzten Jahren sehr zahlreich geworden. Ein jedes derselben zeigt gewisse Besonderheiten, durch die es sich vor ähnlichen auszeichnet. Aber immer häufiger finden wir einen Gang der Darstellung, der meines Wissens auf Huxley und Parker zurückzuführen ist: Nach einer grundlegenden Einleitung wird der eigentliche Lehrgang an einem bestimmten Lebewesen eingehend erläutert, von welchem speziellen Teil aus das Gesamtbild Leben und Charakter erhält. Im vorliegenden Werkchen ist es der Regenwurm für die Tiere, das Farnkraut für die Pflanzen, welche als Paradigmata dienen. Ihnen folgen dann Kapitel über die einzelligen Organismen, Amoeben, Infusorien, Protococcus, Hefen, die Organismen eines Heuaufgusses. Zum Schluss werden Anleitungen für Arbeiten im Laboratorium und für Demonstrationen gegeben.

Die Übersetzung ist gewandt und liest sich gut. Sie wird durch eine große Zahl guter Abbildungen bestens unterstützt. P.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Nürnberg, Roonstr. 13, einsenden zu wollen.**

**Bd. XXXV. 20. April 1915. № 4.**

Inhalt: **De Vries**, Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen durch Druck. — **Werner**, Einige Bemerkungen zu den Salamandra-Experimenten von Šeċerov und Kammerer. — **Scheuring**, Beobachtungen über den Parasitismus pelagischer Jungfische. — **Brun**, Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen. — Wasmann, Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen.

## Über künstliche Beschleunigung der Wasseraufnahme in Samen durch Druck.

**Von Hugo de Vries.**

Wie die Samen der meisten anderen Pflanzen, keimen auch diejenigen der verschiedenen Arten der Gattung *Oenothera* beim Befeuchten mit Wasser nur teilweise sofort. Manche Körner bleiben in der feuchten Erde Wochen oder Monate, nicht wenige sogar jahrelang in Ruhe, bevor sie austreiben. Diese verspäteten Körner werden als makrobiotische bezeichnet; man kann sie auch einfach Trotzer nennen. Der Gehalt der einzelnen Ernten an ihnen schwankt je nach Umständen; oft hat man Proben, welche innerhalb weniger Tage nahezu vollständig keimen, oft aber auch erhält man auf Tausende von Samen nur ganz einzelne Keimpflanzen.

Bei den mutierenden Arten liegt die Möglichkeit offenbar vor, dass diese trotzenden Samen mehr Aussicht auf neue Typen bieten als die schnell keimenden. Deshalb schien es mir wichtig, eine Methode auszuarbeiten, welche es ermöglichen würde, sämtliche oder doch nahezu sämtliche keimfähige Körner innerhalb der gewöhnlichen Zeitfrist auch wirklich zum Keimen zu bringen. Nur

in dieser Weise erhält man eine Aussicht, das Mutationsvermögen einer gegebenen Art erschöpfend kennen zu lernen und neue Arten in dieser Beziehung vollständig beurteilen zu können. Neben *O. Lamarckiana* und *O. biennis* zeigen bis jetzt etwa ein halbes Dutzend von Arten aus derselben Gruppe Mutationserscheinungen, und die Annahme scheint durchaus berechtigt, dass eine weit größere Zahl sich in derselben Weise verhalten wird.

Die trotzenden Samen bleiben nach der Aussaat im Innern trocken; das Wasser des Bodens dringt nicht in sie hinein. Sobald solches aber der Fall ist, fängt die Keimung an, vorausgesetzt, dass der Keim noch lebensfähig ist. Dieses dauert bei den von mir aufbewahrten Samen in der Regel mehrere Jahre; nach 5 Jahren darf man noch auf eine ausreichende Keimung rechnen, dann aber nimmt der Prozentsatz ziemlich schnell ab. Von der Ernte von 1907 keimen jetzt noch manche Proben in ausreichender Weise, manche andere aber sind bereits völlig abgestorben. Samen von 1905 keimen noch in einzelnen Fällen; ältere Samen lohnt es sich überhaupt nicht mehr auszusäen. Beal erwähnt einen Versuch, in welchem er Samen von einer amerikanischen Form von *O. biennis* in angefeuchtetem Sande in einer Flasche in einer Tiefe von etwa einem Meter im Boden eingegraben hat. Nach einem Aufenthalt von 25 Jahren fand er noch keimfähige Samen[1]).

Pammel und Miss King haben neuerlich das Verhalten dieser trotzenden Samen bei Pflanzen aus verschiedenen Familien studiert, und die wichtigsten Ergebnisse aus der früheren Literatur zusammengestellt[2]). Seit 1901 untersuchen sie die Keimfähigkeit von Unkräutern aus dem Staate Iowa unter den verschiedensten Bedingungen. Stratifizieren oder Aufbewahren in feuchtem Sande zeigte sich im allgemeinen als günstig; namentlich wenn die Samen im Winter dem Froste ausgesetzt wurden; manche Arten keimen ohne eine solche Vorbereitung, d. h. bei trockenem Aufbewahren, nicht oder fast gar nicht, aber nachher sehr kräftig. Die Zunahme der Keimkraft, bezw. die erforderliche Dauer des Stratifizierens war bei verschiedenen Arten sehr großen Schwankungen unterworfen, je nach der Härte der äußeren Samenhaut.

In den Samen der Oenotheren bildet die äußere Samenhaut aber nicht die Hartschicht. Das äußere Integument der Samenknospen besteht aus mehreren Zellenschichten, nimmt aber um die Mikropyle herum an Dicke zu. Diese Zellen erhärten nicht, sondern bilden ein lockeres, pseudoparenchymatisches Gewebe, welches beim Reifen austrocknet und zusammenschrumpft. Bei Benetzung be-

1) Proc. Soc. Prom. Agric. Sci. T. 26, S. 89, 1905.

2) L. H. Pammel and Charlotte M. King, Delayed Germination, Proceedings Iowa Academy of Science Vol. XV, Contributions Botanical Department Iowa State College of Agriculture and Mechanic Arts, Nr. 45, S. 20.

feuchtet es sich sofort und in allen Körnern, ohne damit aber notwendigerweise ein Aufquellen des Keimes zu veranlassen. Denn die Hartschicht wird hier von dem inneren Integumente gebildet, welches nur aus zwei Zellschichten besteht, mit Ausnahme der nächsten Umgebung der Mikropyle, welche etwas dicker wird. Beim Reifen der Samen färbt sich dieses Integument etwas dunkler gelb bis braun, namentlich in seiner innersten Schicht und bereits in unreifen Samen bietet diese dem Eindringen von Fixierungsflüssigkeiten bedeutenden Widerstand[3]).

Die Dauer der Zeit, während welcher aufbewahrte Samen noch am Leben bleiben können, ist bekanntlich für verschiedene Arten eine sehr verschiedene[4]). Namentlich unter den Leguminosen, dann aber unter den Malvaceen und den Labiaten kommen langlebige Arten vor. Ferner unter den Cruciferen und den Gräsern, u. s. w. Ganz besonders scheint die Erscheinung unter den Unkräutern der Kulturfelder verbreitet zu sein. Vielleicht hängt dieses damit zusammen, dass das Trotzen die betreffenden Arten befähigt, die Jahre zu überleben, in denen sie nicht zur Entwickelung oder doch nicht zum Hervorbringen reifer Samen gelangen können. Am besten ist die ganze Erscheinung wohl für die sogen. kleineren Kleearten (gelbblühende Arten von *Trifolium*, Arten von *Medicago*, *Melilotus* u. s. w.) bekannt. Diese keimen oft im ersten Jahre nach der Aussaat gar nicht und sind aus diesem Grunde vielfach als Kulturpflanzen unbrauchbar. In der Praxis werden sie, namentlich in Schweden, vor der Aussaat in größeren Maschinen angefeilt, und diese Behandlung bringt ihre Keimfähigkeit oft auf nahezu 100%, d. h. lässt nahezu alle Körner sofort nach der Aussaat keimen.

Dass die Keime trotzender Samen in feuchter Erde trocken bleiben, ergibt sich auch aus der bekannten Tatsache, dass manche unter ihnen in diesem Zustande die Hitze des kochenden Wassers ertragen können. In meinen Kulturen wird die Erde für die Saatschüsseln bei etwa 95° C. sterilisiert. Dadurch werden auch die Unkrautsamen in der Regel getötet, aber Samen von Kleearten überleben dieses Sterilisieren nicht gerade selten und keimen dann zwischen den Oenotheren.

Außer durch Anfeilen kann die Hartschicht trotzender Samen durch geeignete Behandlung mit verschiedenen chemischen Verbindungen für Wasser permeabel gemacht werden, und namentlich Schwefelsäure wird dazu vielfach benutzt. Ich habe entsprechende Versuche mit den Samen der Oenotheren gemacht, aber die lockere

3) J. M. Geerts, Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*, Amsterdam 1909, S. 31—33.

4) Vergl. namentlich A. J. Ewart, Proc. Roy. Soc. of Victoria T. 21, Prt. I, S. 1, 1898. Ewart beobachtete die Keimung von Samen von Malvaceen, Leguminosen und anderen, welche 55—77 Jahre lang aufbewahrt worden waren.

äußere Samenhaut erschwert das nachträgliche Auswaschen der Säure, und bietet dieser somit die Zeit, um in den Keim einzudringen und diesen zu töten.

Außer dieser und anderer gebräuchlicher Methoden habe ich verschiedene Mittel versucht, um die Keimkraft der Samen von *Oenothera* zu erhöhen, wie bedeutende Wechslungen in der Temperatur des umgebenden Wassers, Einwirkung von Temperaturen in der Nähe der Lebensgrenze (40—50° C. und höher), u. s. w., aber ohne damit merkliche Erfolge zu erzielen.

Dann habe ich mich entschlossen, das Wasser unmittelbar in die Samen hineinzupressen, in der Hoffnung, damit den Keim zu erreichen und diesen zum Aufquellen zu bringen. Ich ging dabei von der geläufigen Ansicht aus, dass die quellenden Samen das Wasser durch feine Risse in ihrer Hartschicht, für gewöhnlich also in ihrer äußeren Samenhaut aufnehmen. Diese Risse befinden sich teils in der Gegend der Mikropyle, teils zerstreut über den ganzen Umfang des Kornes. In den Samen der Oenotheren sind sie im inneren Integumente anzunehmen, wie aus der oben gegebenen Beschreibung hervorgeht. Diese Risse sollen durch die kutikularisierten äußeren Schichten der Hartschicht bis in die angrenzenden weicheren Zellhäute oder Zellhautschichten führen. Sind sie mit Wasser gefüllt, so ermöglichen sie dessen Eintritt in den Keim, und durch das Aufquellen des Keimes werden dann bald einige unter ihnen derart erweitert, dass die Aufnahme von Wasser allmählich erleichtert und beschleunigt wird.

In den trockenen Samen, muss man aber annehmen, sind diese äußerst feinen Risschen mit Luft erfüllt. Wird nun die Hartschicht befeuchtet, so kann das Wasser in diese Risse nur dadurch eindringen, dass es die Luft in ihnen auflöst. Man nimmt nun an, dass dieses nur in den weitesten Risschen ausreichend schnell stattfinden kann, um die Keimung innerhalb einiger Tage anfangen zu lassen, dass aber in den trotzenden Samen auch die größten Risse so eng sind, dass das Wasser nur ganz allmählich vordringen kann, und Wochen, Monate oder Jahre braucht, um die tieferen nicht kutikularisierten Wände der Risse zu erreichen. Sobald diese aber erreicht sind, kann auch dann das Aufquellen des Keimes anfangen.

Ich habe die Gültigkeit dieser Erklärung nicht durch eine mikroskopische Untersuchung geprüft, sondern einfach aus ihr das Prinzip meiner Methode abgeleitet. Und da ich meinen Zweck erreicht habe, glaube ich, dass dieser Erfolg wenigstens als ein Beweis für die Brauchbarkeit der Vorstellung betrachtet werden darf.

Presst man Wasser künstlich in die Risse der Hartschicht hinein, so wird man die Luft in ihnen komprimieren und damit ein Eindringen bis an die zarteren Teile der Risswände befördern. Außerdem aber beschleunigt man das Auflösen der Luft in dem

Wasser und hierdurch muss, nach kürzerer oder längerer Frist, eine völlige Ausfüllung der Risse mit Flüssigkeit erreicht werden. Ob dieses letztere erforderlich ist, dürfte schwer zu entscheiden sein, ist aber für die Praxis der Anwendung meiner Methode offenbar gleichgültig.

Es handelt sich im wesentlichen darum, wie stark der Druck sein muss und wie lange er einwirken muss. Und da die ruhenden Samen im Boden nach sehr verschiedenen Zeiten zu trotzen aufhören, darf man annehmen, dass die weitesten Risse — denn nur auf diese kommt es an — in den einzelnen Samen von sehr verschiedener Weite sind. Daraus ergibt sich dann die Erwartung, dass auch unter künstlichem Druck die Samen nicht gleichzeitig, sondern nach und nach im Innern befeuchtet werden und dass auch bei langer Versuchsdauer und sehr hohem Drucke wohl noch einige der härtesten Exemplare unberührt bleiben können. Nach meinen bisherigen Erfahrungen ist es leicht, 95% und mehr der keimfähigen Samen rasch zum Austreiben zu bringen und bisweilen erhält man auch eine erschöpfende Auslösung der Keimkraft. Zumeist bleiben aber wohl 1—2%, und bisweilen mehr Samen unbefeuchtet. In den gewöhnlichen Versuchen wird man ohne merklichen Schaden auf deren Mitwirkung verzichten können.

Jetzt komme ich zu der Beschreibung meines Apparates. Dieser besteht aus einem gewöhnlichen Autoklaven und einer Luftpumpe, wie solche für das Füllen von Automobilreifen benutzt werden. Der Autoklav ist ein Dampfsterilisator, der bis zu 10 Atm. Druck ertragen kann, für gewöhnlich aber nur bis zu 8 Atm. benutzt wird. Das Füllen erfordert nur etwa 5 Minuten. Der lichte Durchmesser des Behälters ist 20 cm, und es können in ihm über 100 Röhrchen mit Samenproben Platz finden.

Bevor die Samen in den Apparat gelangen, müssen sie soweit wie möglich mit Wasser gesättigt werden und muss wenigstens die lockere äußere Samenschale der *Oenothera*-Samen ganz aufgeweicht sein, damit das Wasser überall die Hartschicht berühre. Dazu werden die Samen in Glasröhrchen mit Wasser geschüttelt und während einer Nacht bei 30° C. oder während etwa 24 Stunden bei der Zimmertemperatur aufbewahrt. Im Autoklaven habe ich sie bis jetzt zumeist 2—3 Tage lang unter einem Druck von 6—8 Atm. gelassen; sie keimen während dieser Zeit bei niedriger Temperatur nicht oder lassen höchstens an ganz einzelnen Körnern die weiße Wurzelspitze sichtbar werden. Die Keimkraft der ganzen Probe erleidet durch die Behandlung gar keinen Nachteil.

Sollen die Samen in Keimschüsseln ausgesät werden, um später für die Kultur im Garten zu dienen, so müssen sie locker auf die Erde gestreut werden. Dazu ist es erforderlich, sie vorher oberflächlich abzutrocknen, was durch sanftes Pressen zwischen zwei

Tüchern leicht erreicht wird. In dieser Weise habe ich die ganze Aussaat für alle meine diesjährigen Kulturen behandelt.

Beabsichtigt man nur, die Anzahl der keimenden Körner in einer gegebenen Probe zu bestimmen, so empfiehlt es sich, die Samen nicht auf Erde auszustreuen. Auch das Auslegen auf feuchtes Fließpapier ist zumeist ungenügend, um sämtliche Körner keimen zu lassen. Am besten ist es, sie in einer kapillaren Wasserschicht an einer Glaswand hangen zu lassen. Man kann dazu umgekehrte Uhrgläser oder Schälchen benutzen; am bequemsten ist es aber, sie in einer geschlossenen Glasröhre mit sehr wenig Wasser an der einen Längsseite der Wand zu verteilen und dann die Röhre horizontal hinzulegen und so zu drehen, dass die Körner an der oberen Seite haften. Hier fließt das überflüssige Wasser ab und die Samen finden gerade so viel Luft und so viel Feuchtigkeit als zu ihrem Wachstum erforderlich ist. Behufs des Auszählens der Keime werden sie dann mittels einer spiralig gedrehten Nadel aus der Röhre herausgeschoben und auf einer nassen Glasplatte ausgebreitet.

Das Ankeimen geschieht in denselben Röhrchen wie das Einpressen des Wassers im Autoklaven, nur werden die Röhren nach dem Abgießen und nötigenfalls nach dem Erneuern des Wassers mit einem Korke geschlossen. Ich benutze Röhrchen von 10 cm Länge und 1,5 cm Weite. Gewöhnlich sind nach 2 Tagen schon zahlreiche Würzelchen sichtbar geworden, wenn die Röhrchen im Keimschrank bei etwa 30° C. aufbewahrt werden. Nach 2—4 Tagen nimmt die Keimung rasch ab, und bewahrt man die Proben während längerer Zeit auf, indem man von Zeit zu Zeit die Luft in den Röhrchen erneuert, so dauert es bisweilen mehrere Wochen, bis die letzten Samen zu keimen anfangen.

Den Einfluss des Hineinpressens von Wasser kann man in verschiedener Weise prüfen. Entweder indem man von einer Probe die eine Hälfte der Operation unterwirft, die andere aber nicht, oder so, dass man in der ganzen Probe zuerst die raschkeimenden Samen wachsen lässt. Sobald man dann sieht, dass dieser Prozess aufhört oder doch sich ganz erheblich verzögert, presst man das Wasser in die noch ruhenden Samen im Autoklaven ein und bringt darauf die Röhrchen in den Keimschrank zurück. Fast stets erfolgt dann eine rasche Keimung, welche dann nur damit erlischt, dass die lebensfähigen Keime alle oder bis auf einige wenige Prozente, ihre Würzelchen sichtbar werden lassen. Nach Ablauf von weiteren 2—4 Tagen öffnet man die noch übrig gebliebenen Körner mit einer harten Stahlnadel mit umgebogener Spitze, um die Zahl der etwa noch ruhenden Keime und jene der im Samen gestorbenen Exemplare zu ermitteln.

Ich führe jetzt eine Reihe von Beispielen an, um die Einzelheiten des Prozesses näher beschreiben zu können, und beschränke

mich dabei aus leicht ersichtlichen Gründen auf die bereits mehrfach erwähnten Samen der Oenotheren. Für jede einzelne Probe dienten fast stets 200 aus einer einzelnen Frucht herausgenommene und abgezählte Samen. Es entspricht diese Zahl nahezu dem gewöhnlichen Gehalte einer Frucht an Samen.

*Oenothera biennis* und andere Arten. Die Samen von *Oenothera biennis* L., der in den holländischen Dünen und sonst in Europa weitverbreiteten Art, keimen in der Regel rasch und leicht, indem bei 30° C. unter guten Bedingungen in den ersten 5 Tagen etwa 80—90% und mehr Würzelchen hervorgetrieben werden. In solchen Fällen lohnt es sich kaum, Wasser in sie hinein zu pumpen. Hat man aber die Samen auf spät verpflanzten, ungenügend gedüngten oder aus sonstigen Gründen schwach gebliebenen Exemplaren gesammelt, so ist die Keimkraft oft eine viel geringere. Ich wähle als Beispiel ein Exemplar von *O. biennis sulfurea*, welches im Sommer 1914 in meinem Garten wuchs und seine Blüten in Pergaminbeuteln geöffnet hatte, somit rein mit sich selbst befruchtet worden war[5]).

200 Samen wurden im Keimapparat ausgelegt; es keimten bei 30° C. in 2 Tagen nur 4, darauf in den beiden nächstfolgenden Tagen noch 78 Körner. Zusammen also in 4 Tagen 41%. Eine Kontrollprobe wurde zuerst während 2 Tagen in Wasser einem Drucke von 6 Atm. bei niedriger Temperatur ausgesetzt und kam erst dann in den Keimapparat bei 30° C. Hier keimten innerhalb 3 Tage 80% der Samen, d. h. fast alle lebensfähigen Körner.

Durch die Anwendung künstlichen Druckes war somit die Produktion von Keimpflanzen in diesem Falle etwa verdoppelt worden.

In derselben Weise untersuchte ich *Oenothera syrticola* Bartlett[6]), d. h. die schmalblättrige Art unserer Dünen, welche bis dahin *O. muricata* L. genannt wurde und deren doppeltreziproke Bastarde mit *O. biennis* früher von mir beschrieben worden sind[7]). Von einem selbstbefruchteten Exemplare meiner Rasse entnahm ich einer Frucht 200 Samen. Es keimten innerhalb von 5 Tagen 30%. Eine zweite Probe setzte ich zuerst während zweier Tage einem Drucke von 6 Atm. aus und brachte sie dann unter denselben Bedingungen wie die erste zur Keimung. Es brauchte jetzt 3 Tage um 80%

5) Über das Entstehen dieser Varietät durch Mutation aus der leuchtend gelbblühenden Art, vergl. Th. J. Stomps, Parallele Mutationen bei *Oenothera biennis* L. Ber. d. d. botan. Gesellsch. 1914, Bd. 32, S. 179—188, und meinen Aufsatz: The Coefficient of Mutation in *Oenothera biennis* L., in Botanical Gazette, Bd. XVIII, Chicago 1915.

6) H. H. Bartlett, Twelve elementary species of Onagra, in Cybele Columbiana, Vol. I, Nr. I, S. 37, 1914.

7) Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. Biol. Centralbl. Bd. 31, S. 97—104, 1911, und „Gruppenweise Artbildung", Berlin 1913, S. 39—41.

der Würzelchen hervorbrechen zu sehen. Die Keimkraft war somit durch die Anwendung des Druckes etwas mehr als verdoppelt und nahezu erschöpft worden.

Noch bedeutender werden die Differenzen, wenn man Arten mit schwacher Keimkraft wählt. Eine solche Form erhielt ich von Herrn T. D. A. Cockerell in Boulder in Colorado; ich habe sie unter dem Namen *O. Cockerelli* in meiner „Gruppenweisen Artbildung“ beschrieben und abgebildet[8]). Selbstbefruchtete Samen aus den Kulturen meines Gartens keimen gewöhnlich nur spärlich, oder erwarten einen sonnigen Tag, bevor sie zu wachsen anfangen. Aus einer Frucht erhielt ich im Keimapparat bei 30° C. aus 200 Samen innerhalb von 5 Tagen nur 3 Keime. Darauf wurde eine Kontrollprobe während zweier Tage in Wasser einem Drucke von 6 Atm. ausgesetzt und darauf bei 30° C. ausgelegt. Es keimten nun in 3 Tagen 72 %. Fast alle sonstigen Trotzer waren somit durch die angegebene Behandlung zum Keimen gebracht worden.

Einen vierten Versuch habe ich mit *O. suaveolens* Desf. gemacht. Auf diese Art komme ich weiter unten zurück. Ich benutzte eine schmalblättrige Varietät aus Coimbra in Portugal. Es keimten, unter 200 reinen Samen, ohne Druck in 5 Tagen nur 5,5 %, nach Anwendung von Druck unter denselben Bedingungen wie in den vorigen Versuchen, innerhalb dreier Tage 14 %.

Ich fasse jetzt die mitgeteilten Zahlen übersichtlich zusammen.

Einwirkung eines Druckes von 6 Atm. während zweier Tage, auf die Keimkraft.

| *Oenothera* | Keimlinge nach 3 Tagen in % | Kontrollversuche ohne Druck (5 Tage) |
|---|---|---|
| *O. biennis sulfurea* . . . . | 80 | 41 |
| *O. syrticola* (*O. muricata* L.) | 80 | 18 |
| *O. Cockerelli* . . . . . | 72 | 2 |
| *O. suaveolens* . . . . . | 14 | 5 |

Die Beschleunigung der Keimung durch vorheriges Hineinpressen von Wasser in die Samen ist in allen diesen Versuchen eine auffallende. Zahlreiche weitere Versuche, namentlich mit gekreuzten Samen oder mit den Samen von Bastarden, haben diesen Satz seitdem bestätigt.

*Oenothera* sp. aus Minnesota. In der Umgegend des Ortes North Town Junction bei Minneapolis in Minnesota habe ich im September 1904 an verschiedenen Stellen eine bis jetzt unbeschriebene, aber von ihren Verwandten deutlich getrennte Art ge-

8) Gruppenweise Artbildung. S. 53—54 und 114—115.

sammelt[9]). Aus ihren Samen habe ich eine Rasse abgeleitet und deren im Jahre 1914 in meinem Garten gereifte Samen geprüft. Ich entnahm von vier Pflanzen je eine selbstbefruchtete Frucht, zählte aus jeder 200 Samen aus und legte diese zum Keimen bei 30° C. aus. Die Keimlinge wurden nach 2 und nach 4 Tagen gezählt und entfernt. Die übrigen Samen wurden darauf bei Zimmertemperatur während dreier Tage einem Drucke von 8 Atm. ausgesetzt und wiederum zum Keimen ausgelegt. Nach 2 Tagen wurden die neuen Keimlinge abgezählt und die ungekeimten Körner mit einer Nadel geöffnet, um zu erfahren, wie viele unter ihnen etwa leer waren.

Auf demselben Beete hatte ich einige Blüten auf zwei Individuen kastriert und mit dem Pollen meiner *O. Lamarckiana* belegt. Ihre Samen wurden in derselben Weise untersucht. Ich erhielt die folgenden Zahlen.

Samen einer *Oenothera* aus Minnesota.
Einfluss künstlichen Druckes auf die Keimkraft (in %).

| | Vor Anwendung des Druckes | | Nach Anwendung des Druckes | Summe | Keimhaltige Samen |
|---|---|---|---|---|---|
| Nach Tagen: | 2 | 4 | 2 | | |
| Pflanze A (Selbstbefr.) | 60,5 | 17 | 3 | 80,5 | 92 |
| „ B „ | 8,5 | 17,5 | 42 | 68 | 87 |
| „ C „ | 9,5 | 7,5 | 29,5 | 46,5 | 84,5 |
| „ D „ | 1 | 2 | 40 | 43 | 92 |
| „ E (gekreuzt mit *O. Lam.*) | 0 | 0 | 27,5 | 27,5 | 88 |
| „ F ( „ „ „ „ ) | 0 | 1 | 37,5 | 38.5 | 95 |

In den Samen dieser sechs Pflanzen war die Keimkraft eine sehr verschiedene. Nur eine (A) keimte leicht und schnell, auf sie hatte die Anwendung des Druckes, wie zu erwarten, keinen wesentlichen Einfluss. In den beiden folgenden (B und C) war die Keimkraft gering: 17—26 % und die nachträgliche Behandlung hat die Anzahl der Keime auf 46,5—68 % gebracht, also mehr als verdoppelt. Die selbstbefruchteten Samen von D und die gekreuzten Samen keimten innerhalb der gewöhnlichen Keimesfrist nicht oder nahezu nicht, aber nach Anwendung des Druckes zu etwa 25—40 %. Hier würde das Studium der Nachkommen gänzlich misslungen oder doch in sehr unangenehmer Weise beschränkt worden sein, wenn die Samen nur in der gewöhnlichen Weise ausgesät worden wären. Auch habe ich für meine diesjährige Kultur die Samen dieser Pflanzen nur nach Anwendung des Druckes ausgesät.

9) Siehe die Abbildung in: Gruppenweise Artbildung, Berlin 1913, S. 35, Fig. 10.

*Oenothera Lamarckiana.* Auf drei zweijährigen Pflanzen wurde am Hauptstengel jeden dritten Tag eine Blüte in einem kleinen Beutel mit dem eigenen Pollen rein befruchtet; die Früchte wurden mit Marken bezeichnet und später einzeln geerntet. Nach der Ernte wurden aus jeder Frucht womöglich 200 Samen abgezählt und zum Keimen ausgelegt. Die gekeimten Samen wurden nach 2 und nach 4 Tagen gezählt. Dann wurden die übrigen in Wasser unter Druck gebracht und zwar für die Pflanze A während 24 Stunden bei 6 Atm., für B während 48 Stunden bei demselben Druck und für C 3 Tage lang bei 8 Atm. Darauf wurde wiederum die Anzahl der Keimlinge nach 2 und nach 4 Tagen ermittelt. Schließlich wurden die nicht gekeimten Samen mit einer Nadel geöffnet und die noch vorhandenen, teils noch lebenden aber ruhenden, teils toten und zu einem Zellenbrei gewordenen Keime zusammen gezählt.

Nachdem die Zählungen für die 54 Einzelproben abgelaufen waren, wurden für jede Pflanze die Summen und die Mittelzahlen berechnet. Die drei Versuche hatten den Zweck, zu ermitteln, ob der Prozentsatz der normalen Keime an den Rispen auf verschiedener Höhe, und somit zu verschiedener Jahreszeit und bei verschiedenem Wetter merkliche Differenzen aufweisen würde.

Die ersten Blüten öffneten sich am 23. und 26. Juni und am 2. Juli; die Versuche dauerten bis etwa Mitte August, an jeder Rispe haben während dieser Zeit etwa 100 Blüten geblüht. Das Wetter war bis zum 23. Juli warm und hell und die Anzahl der geöffneten Blüten pro Tag eine verhältnismäßig große; später aber war der Himmel meist bewölkt und ging das Aufblühen langsamer vor sich. Die Keimungsprozente für die dreitägigen Perioden zeigten aber zu diesem Wechsel keine Beziehungen; sie schwankten um die Mittelzahlen der ganzen Rispe in unregelmäßiger Weise. Ich habe die Resultate in Kurven umgerechnet und diese verglichen mit den Kurven für Temperatur und Sonnenschein, welche im Versuchsgarten neben den Pflanzen ermittelt worden waren, konnte aber keinen Parallelismus nachweisen.

Da somit die Keimungsprozente auf der ganzen Rispenlänge dieselben waren, verzichte ich auf die Mitteilung der Einzelzahlen und gebe nur die aus den Summen berechneten Prozentzahlen für die drei Rispen. Sie sind in der nebenstehenden Tabelle zusammengestellt.

Aus dieser Tabelle ergibt sich, dass die drei untersuchten Pflanzen sich im wesentlichen gleich verhielten. Die Keimungsgeschwindigkeit war unter den günstigen Bedingungen des Versuchs in den ersten Tagen eine bedeutende (4,5—15 %), fiel dann aber rasch auf 1,5—4,5 % herab. Zahlreiche Kontrollversuche haben gelehrt, dass diese Abnahme unter sich gleich bleibenden Bedingungen längere Zeit anzuhalten pflegt bis schließlich in mehreren Wochen nur noch ganz einzelne Samen nachkeimen.

*Oenothera Lamarckiana.*

Keimungsprozente vor und nach Einwirkung erhöhten Druckes.

| Pflanze | Anzahl der | | Gekeimt nach Tagen | | | | | Ruhende Keime | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Früchte | Samen | 2 | 4 | Atm. | 6 | 8 | | |
| A | 20 | 3800 | 4,5 | 1,5 | D. 6 | 18 | 4,5 | 6 | 34,5 |
| B | 16 | 3200 | 8 | 4,5 | D. 6 | 17 | 2,5 | 5,5 | 37,5 |
| C | 18 | 3400 | 15 | 3 | D. 8 | 22 | 1 | 5 | 46 |

Nach den vier ersten Tagen wurden die Samen in Wasser dem oben angegebenen Drucke von 6—8 Atm. ausgesetzt und darauf wiederum im Keimschrank zum Keimen bei 30° C. ausgelegt. In den beiden ersten Tagen keimten dann 17—22%, also viel mehr als vor der Einwirkung des Druckes. Darauf fiel der Prozentsatz ab, aber die Ursache davon lag in der Erschöpfung der Proben an keimfähigen Samen, denn als nach 4 Tagen die nicht gekeimten Samen geöffnet wurden, enthielten nur noch 5—6% einen Keim, während die übrigen taub waren. Unter jenen Keimen war etwa die Hälfte offenbar noch lebendig, die andere Hälfte aber gestorben und einer Fäulnis anheimgefallen, welche sie in ihre einzelnen Zellen auflöste.

Wir sehen somit, dass ohne Druck etwa 6—18% Samen keimen, dass mit Anwendung künstlichen Druckes diese Zahl um 19—23% erhöht und dadurch auf etwa 30—40% gebracht wird. Und ferner, dass nach dieser Behandlung nur noch ganz wenige Samen (etwa 3%) fortfahren zu trotzen.

Die Pflanze C enthielt in ihren Samen etwa 46% Keime; A und B aber nur 34,5 und 37,5%. Die Ursache dieses Unterschiedes liegt in der Kultur, da die beiden letzteren auf ungedüngtem oder fast ungedüngtem Boden wuchsen, während C auf einem sehr stark gedüngten Beete gepflanzt worden war. Ähnliche Unterschiede habe ich sehr oft beobachtet.

Die Samen von *Oenothera Lamarckiana* enthalten immer etwa zur Hälfte gute Keime, während diejenigen der anderen Hälfte leer sind. Diese Erscheinung ist in jüngster Zeit von O. Renner eingehend studiert worden[10]). Er fand, dass die tauben Samen in gewöhnlicher Weise befruchtet werden und dass ihr Keim die ersten Teilungen durchläuft, dann aber zu wachsen aufhört und schließlich abstirbt. Die Samenschale entwickelt sich aber in annähernd normaler Weise, erreicht etwa dieselbe Größe und anscheinend denselben Bau wie diejenige der keimhaltigen Samen. Sie bleibt

10) O. Renner, Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora Bd. VII, Heft 2, 1914, S. 115—150.

aber, soweit meine Erfahrungen reichen, auch im reifen Zustand für Wasser viel leichter permeabel. Harte Samen enthalten wohl fast stets gute Keime.

Bei günstiger Kultur fand ich im Sommer 1914 den Gehalt an keimhaltigen Samen meist etwa 43—46 % als Durchschnittszahlen aus zahlreichen Versuchen, welche je meist 400 Samen umfassten. Bei weniger günstigen Bedingungen fiel dieser Gehalt auf 32—39 % (etwa 20 Versuche mit je 400 Samen) und im Sommer 1913 war er noch bedeutend niedriger gewesen. Dass dabei die Anzahl der Renner'schen Keime zunimmt, scheint mir nicht wahrscheinlich, da die Erscheinung genau mit demjenigen übereinstimmt, was man auch bei Arten ohne solche beobachtet[11]). Doch habe ich diese Frage nicht untersucht.

*Oenothera suaveolens* Desf. ist eine Art, welche mit *O. Lamarckiana* in dem Besitze tauber Samen übereinstimmt. Sie wächst in Frankreich und in Portugal an zahlreichen Stellen im Freien und wurde früher als Synonym von *O. grandiflora* Ait. betrachtet. Als ich aber Samen der ersteren Art im Forste von Fontainebleau und von letzterer unweit Castleberry in Alabama gesammelt hatte und daraus die Pflanzen nebeneinander in meinem Versuchsgarten blühen ließ, ergab sich, dass diese beiden Arten durchaus verschieden sind. Die Samen der Form von Fontainebleau, im Herbste 1914 in meinem Versuchsgarten nach künstlicher Selbstbefruchtung gesammelt, enthielten nur 18—29 % guter Keime. Ich untersuchte vier Pflanzen, von jeder zwei Früchte und aus jeder Frucht 200 Samen.

Aus Portugal schickte mir Herr A. Cortezao, jetzt Direktor des landwirtschaftlichen Versuchswesens auf den westafrikanischen Inseln San Tomé und Prinzipe, Samen einer Unterart von *O. suaveolens*, welche von ihm unweit Coimbra gesammelt worden waren. Ich erzog die Pflanzen daraus im Sommer 1914 und fand, dass die Blätter wesentlich schmäler waren als in der französischen Art, dass sie sonst aber mit dieser in den Hauptzügen übereinstimmten. Die nach reiner Befruchtung geernteten Samen benutzte ich zu dem folgenden Versuche. Es wurden aus zwei Früchten je 200 Samen abgezählt und zum Keimen ausgelegt. Es keimten bei 30° C. nach 2 Tagen 14,5 % und in den beiden nächstfolgenden Tagen nur noch 4 %. Darauf wurden die übrigen während dreier Tage in Wasser einem Drucke von 8 Atm. ausgesetzt und nachher 6 Tage lang im Keimapparat sich selber überlassen. Es keimten jetzt noch 10,5 %. Von den übrigen enthielten 4,5 % teils lebensfähige, teils faulende Keime, während alle übrigen leer waren. Zusammen also 33,5 % keimhaltiger und 66,5 % tauber Samen.

11) Vergl. hierüber den weiter unten beschriebenen Versuch mit einer neuen Mutante aus *Oenothera Lamarckiana*.

Durch das Einpressen des Wassers wurden hier somit etwa ein Drittel der vorhandenen Keime, welche sonst wohl ruhend geblieben wären, zum Austreiben veranlasst.

Sollte die erbliche Eigenschaft, welche das Taubwerden von mehr als der Hälfte der Samen bedingt, in *O. Lamarckiana* und *O. suaveolens* dieselbe sein, so würde man erwarten, dass ihre Bastarde denselben Gehalt an leeren Samen aufweisen würden. Dem ist aber nicht so; im Gegenteil sind die gekreuzten Samen eben so vollständig keimfähig wie diejenigen von *O. biennis* und den übrigen oben mit dieser angeführten Arten. Es geht dieses aus den beiden folgenden Versuchen hervor.

Im Sommer 1914 befruchtete ich *O. Lamarckiana* aus meiner Kultur mit dem Blütenstaub einer der aus Fontainebleau herstammenden Pflanzen und zählte nach der Ernte aus einer Frucht 200 Samen ab. Es keimten in den 3 ersten Tagen 126, in den beiden folgenden noch 54, aber in weiteren 2 Tagen nur noch ein einziger Same. Zusammen also 181. Die übrigen 19 wurden nun in Wasser während 3 Tage bei 8 Atm. Druck aufbewahrt. Nach dieser Behandlung keimten in 2 Tagen 7, in den beiden folgenden Tagen aber keine Samen, während die Untersuchung mit der Nadel noch 7 teils lebendige, teils faulende Keime und 5 Samen ohne sichtbaren Keim ergab. Im ganzen somit 195 oder 97,5 % keimhaltiger Samen.

In demselben Jahre machte ich die reziproke Kreuzung: *O. suaveolens* von Fontainebleau mit *O. Lamarckiana* aus meiner Rasse. Auf 200 Samen aus einer einzelnen Frucht erhielt ich nach 3 Tagen 59, in den folgenden beiden Tagen 41, und in den beiden darauffolgenden 18 Keimlinge. Zusammen also 118. Nach dreitägiger Einwirkung eines Druckes von 8 Atm. keimten nun in zwei weiteren Tagen noch 37 und in den beiden folgenden nur noch ein einziger Same, während die Nadelprobe noch 23 Keime aufwies. Zusammen also 179 Keime auf 200 Samen oder 89,5 %.

In beiden Versuchen war, trotz einer großen normalen Keimkraft, der Gehalt an keimenden Samen durch Anwendung des Druckes wesentlich erhöht worden (um 3,5 und 19 %), und damit jener an trotzenden Keimen auf einen geringen Rest zurückgebracht.

Die mikroskopische Untersuchung der heranreifenden Samen von *O. suaveolens* verspricht, in Verbindung mit den oben erwähnten Befunden an *O. Lamarckiana* und den beiden Kreuzungen, wichtige Ergebnisse, doch habe ich eine solche noch nicht angefangen.

*Oenothera Lamarckiana* mut. *rubricalyx* Gates. Die meisten Mutanten von *O. Lamarckiana* verhalten sich in bezug auf die Keimfähigkeit wie die Mutterart. Es lohnt sich deshalb nicht, hier mehr als ein Beispiel anzuführen. Ich wähle dazu die schöne von Gates gewonnene *O. rubricalyx*. Sie entstand in seinen Versuchen aus

*O. rubrinervis*, von der sie sich namentlich durch die dunkelroten Blütenkelche unterscheidet[12]). Sie stellt nach Gates eine progressive Mutation dar. Ich erhielt einige Samen von Herrn Gates im Winter 1913/14 und erzog daraus etwa 25 Pflanzen, welche sämtlich geblüht haben. Aus einer selbstbefruchteten Frucht zählte ich 200 Samen aus und überließ diese in der üblichen Weise der Keimung.

Die Einrichtung des Versuches war genau dieselbe wie im letztbeschriebenen Fall; ich erhielt die folgenden prozentischen Zahlen auf 200 Samen.

*Oenothera rubricalyx* Gates.
Einfluss künstlichen Druckes auf die Keimkraft.

| | Vor Anwendung des Druckes | | Nach Anwendung des Druckes | Summe | Keimhaltige Samen |
|---|---|---|---|---|---|
| Nach Tagen: | 2 | 4 | 2 | | |
| Keimlinge . . . . . | 21 | 1 | 18,5 | 40,5 | 47 |

Wie man sieht, war der Erfolg ebenso deutlich als sonst.

*Oenothera Lamarckiana* mut. nov. Die Eigenschaft von *O. Lamarckiana*, etwa zur Hälfte taube Samen hervorzubringen, geht bei den Mutationen nicht immer unverändert auf die neuen Formen über. Namentlich fehlt sie bei *O. gigas*. Ebenso verhalten sich einige meiner neuen, noch nicht beschriebenen Mutanten. Mit einer von diesen, welche ich vorläufig als B bezeichnen will, habe ich einen Versuch über den Einfluss der Kultur auf die Keimkraft der Samen gemacht. Die Form ist verwandt mit *O. rubrinervis*, aber nicht so spröde wie diese, blasser in der Farbe und mit lockeren Blütenrispen, und soll später veröffentlicht werden.

Ich gebe zunächst die erhaltenen Zahlen:

| | Vor Anwendung des Druckes | | Nach Anwendung des Druckes | Summe | Keimhaltige Samen |
|---|---|---|---|---|---|
| Nach Tagen: | 2 | 4 | 3 | | |
| A. Normale Kultur | 54 | 10,5 | 24 | 88,5 | 99 |
| B. „ „ | 15,5 | 19 | 45 | 79,5 | 99 |
| C. Schwache Pflanze | 45 | 6 | 2,5 | 53,5 | 73,5 |
| D. „ „ | 52 | 1 | 0 | 53 | 72,5 |

12) R. R. Gates, The new Phytologist, Vol. 12, Nr. 8, S. 291, 1913.

Von jeder Pflanze wurden 200 Samen aus je einer Frucht bei 30° C. zum Keimen ausgelegt, und die Keimlinge nach 2 und nach 4 Tagen ausgezählt. Darauf wurden die übrigen Samen bei Zimmertemperatur (etwa 15° C.) während dreier Tage in Wasser einem Drucke von 8 Atm. ausgesetzt und dann wieder in den Keimapparat zurückgebracht. Als nach weiteren 3 Tagen die Anzahl der neuen Keimlinge ermittelt worden war, wurden die übrigen Samen mit einer Nadel geöffnet, um zu sehen, wie viele unter ihnen deutliche Keime enthielten.

Die Pflanzen A und B standen in ausreichenden Entfernungen auf einem gut gedüngten Boden und wurden gut begossen. Die Exemplare C und D standen dicht zusammen auf schlechtem Boden und konnten sich nur kümmerlich bewurzeln. Die ersteren wurden sehr stark und grün, hatten reich ausgestattete Blütenrispen und erreichten eine Höhe von 1 m. Die letzteren blieben schwach und dünnstengelig, konnten jede nur etwa 4—6 Blüten zur Ausbildung bringen und erreichten nur 60 cm Höhe. Namentlich aber wies in ihnen eine auffallend rote Färbung des Laubes und der Kelche auf eine kümmerliche Bewurzelung hin.

Der Einfluss dieses Unterschiedes auf die Keimkraft der Samen ist auffallend. Die kräftigen Pflanzen hatten fast gar keine tauben Samen, die schwachen etwa 25%. Die ersteren keimten zu 80—88%, die letzteren nur zu 53%. Die Ausbildung tauber Samen war also in diesem Falle eine Folge der künstlich stark herabgesetzten Lebensbedingungen. Ich habe in jeder der beiden Gruppen noch zwei weitere Exemplare untersucht, mit fast genau demselben Erfolg (75 und 75%, gegen 97 und 96,5% keimhaltiger Samen). Man darf hieraus und aus zahlreichen analogen Versuchen folgern, dass durch mangelhafte Ernährung oder Wasserversorgung u. s. w. ein nicht unerheblicher Teil der Samen ohne guten Keim bleiben kann und dass solches auch für andere Arten von *Oenothera* Geltung hat.

Bei der normalen Kultur war der Einfluss eines künstlichen Druckes auf die Keimkraft auffallend, bei den schwachen Pflanzen aber unmerklich.

---

Zusammenfassend sehen wir, dass Samenproben von *Oenothera*, welche unter gewöhnlichen Bedingungen eine ungenügende Anzahl von Keimlingen hervorbringen, durch sofortige oder nachträgliche Einwirkung eines Druckes von 6—8 Atm. 2—3 Tage lang, zur vollen oder nahezu vollen Keimung gebracht werden können.

Es liegt auf der Hand anzunehmen, dass durch diesen Druck das Wasser in sehr feine lufthaltige Risse der Hartschicht hineingepresst und dass dadurch ein beschleunigtes Aufquellen des Keimes ermöglicht wird.

Die Ermittlung des Gehaltes an leeren Samen, gleichgültig, ob dieser durch erbliche Ursachen oder durch ungünstige Lebensbedingungen veranlasst wurde, wird offenbar durch die Anwendung der Methode des künstlichen Druckes wesentlich erleichtert.

## Einige Bemerkungen zu den Salamandra-Experimenten von Šećerov und Kammerer.

Von F. Werner (Wien).

In Band XXXIV Nr. 5 des „Biolog. Centralblattes" (20. Mai 1914) bringt Herr Dr. Slavko Šećerov Mitteilungen über das Farbkleid von Feuersalamandern, deren Larven auf gelbem oder schwarzem Untergrunde gezogen waren. Diese Ergebnisse fordern in mancher Beziehung zu einer Kritik heraus, da sie mir nichts weniger als beweiskräftig erscheinen. Ich will dabei ganz davon absehen, dass diese Untersuchungen mit ganzen 12 Individuen, die noch dazu zu vier verschiedenen Versuchen benützt wurden, ausgeführt sind; aber sehen wir weiter. Der Verfasser hat die Versuche am 8. Mai 1911 begonnen und am 27. Juni desselben Jahres, also nach etwas mehr als 7 Wochen abgeschlossen, da um diese Zeit die Hälfte der Tiere der Hitze erlag (!), die andere konserviert wurde. Er teilte die teils dem Uterus entnommenen, teils auf natürlichem Wege geborenen Jungen eines Weibchens der Varietät *taeniata* in zwei Gruppen, in eine helle und eine dunkle, hielt von beiden einen Teil auf gelbem, einen anderen auf schwarzem Papier und beschreibt nun die Färbung der Jungen nach 7wöchigem Aufenthalte unter diesen Bedingungen. Verf. bringt nun auf einmal Abbildungen von vier Jungen (Fig. 2—5), von denen er behauptet, sie hätten unter dem Einflusse der gelben, bezw. schwarzen Unterlage ihre Zeichnung erhalten. Aber er zeigt nicht, wie sie vorher ausgesehen haben. Und das ist doch nicht so unwichtig. Wenn ein junger Salamander aus der hell- oder dunkelgraubraunen Wasserfärbung ohne weiteres in die abgebildete Landfärbung übergeht, wie will Verf. beweisen, dass die Unterlage an dem Auftreten dieser schuld ist? Wenn aber ein schwarzgelbes, anders gezeichnetes Vorstadium vorlag, warum bildet er es nicht ab und lässt unserer Phantasie alles zu erraten übrig? Ich möchte nun ferner darauf hinweisen, dass Šećerov im Irrtum ist, wenn er annimmt, die beiden Jungen, die auf Fig. 2 und 4 abgebildet sind, hätten (infolge Haltung auf gelbem Papier) mehr Gelb als das Muttertier; es scheint diese Selbsttäuschung darauf zurückzuführen zu sein, dass das Gelb namentlich bei Fig. 2 anders verteilt ist und auf dem Kopfe einen größeren zusammenhängenden Raum bedeckt als bei der Mutter. Es bleibt aber auch hier zu beweisen, dass die Gelbfärbung dem

gelben Papier zu verdanken ist, es kann sehr wohl das betreffende Jungtier schon von vornherein soviel Gelb gehabt haben.

Die beiden auf schwarzem Grund gehaltenen Jungen (Fig. 3 und 5) sind ausgesprochene Kümmerformen und da schon Kammerer in einem Kapitel „Hunger und Mast" (auf p. 95ff. seiner großen Arbeit[1]) angibt, dass Hunger Dunkelfärbung zur Folge habe, so könnte man vielleicht annehmen, dass die Ursache der überwiegenden Schwarzfärbung dieser beiden Jungtiere auf diesen Umstand zurückzuführen sei, wenn man überhaupt annimmt, dass die Zeichnung der Salamander durch äußere Faktoren noch beeinflusst werden kann; von ihnen scheinen mir erheblich mehr als die Färbung der Umwelt, die chemische Beschaffenheit des Mediums[2]) von einiger Bedeutung zu sein, obwohl sie im Freileben des Salamanders kaum eine Rolle spielt. Wenn wir die Šećerov'schen und Kammerer'schen Experimente und ihre Ergebnisse betrachten, so drängt sich uns unwillkürlich die Frage auf: Sind die Verhältnisse, unter denen die Tiere gehalten werden, solche, die erwarten lassen, dass sie auch nur einige Monate am Leben bleiben können? Ich möchte es sehr bezweifeln. Die ganze Versuchsanordnung ist ein Gewaltakt gegen die natürlichen Lebensbedingungen des Salamanders und es erscheint mir höchst unwahrscheinlich, dass ein so elend und halbverhungert aussehendes Individuum, wie z. B. Fig. 10 auf Taf. XIV der Kammerer'schen Arbeit noch 4 Jahre ausgehalten haben sollte oder dass eine Behandlung, welche ein Individuum vom Aussehen der Fig. 14 derselben Tafel erzeugt hat, natürlichen Lebensbedingungen entspricht. Ein Tier, das ein so intensives Bedürfnis hat, sich zu verbergen, wie der Salamander, das im Freien den größten Teil seines Lebens unterirdisch verbringt, zu zwingen, sich lebenslang auf einer deckungslosen Fläche aufzuhalten, einerlei, ob sie nun gelb oder schwarz ist, heisst einfach, es einem langsamen Siechtum aussetzen. Hat aber auch Kammerer mit den natürlichen Existenzbedingungen von *Salamandra* ein Kompromiss geschlossen — und dass er dies in manchen Fällen getan hat, indem er den Tieren Moos zum Verbergen gab, ist außer Zweifel —, wo bleibt dann die Elimination von Faktoren, die das Experiment beeinflussen können?, und warum sträubt er sich so hartnäckig dagegen, Ergebnisse, die an freilebenden Salamandern gewonnen wurden und die den seinigen diametral gegenüberstehen, anzuerkennen? Es ist ein wenig Selbsttäuschung dabei, wenn Kammerer annimmt, dass bei seinen Versuchen die Sala-

1) Vererbung erzwungener Farbveränderungen IV. Archiv f. Entwickelungsmechanik XXXVI, 1913.

2) Irena Pogonowska, Über den Einfluss chemischer Faktoren auf die Farbenveränderung des Feuersalamanders. Archiv f. Entwickelungsmechanik XXXIX, 1914, p. 351—362

mander unter gleichmäßigeren Bedingungen leben als an vielen Fundorten, an denen z. B. ich selbst sie beobachtet habe — dass freilich an solchen Fundorten, wo Bodengrund, Feuchtigkeits- und Belichtungsverhältnisse jahraus jahrein mindestens ebenso gleichartig sind wie bei den Kammerer'schen Versuchen, sehr stark gelbe und sehr stark schwarze Salamander jahrelang am selben Fleck hausen, ist freilich sehr ärgerlich.

Bei Betrachtung der Schnelligkeit, mit der jetzt mitunter experimentelle Untersuchungen zur Welt gebracht und (s. Šećerov)[3]) mit spärlichem Material Ergebnisse gewonnen werden, die auf Beachtung Anspruch machen sollen, drängt sich mir — und wohl auch manchem anderen Leser bereits vorher — die Frage auf: Warum werden diese Stadien nicht photographiert? Heutzutage, wo in jeder besseren Aquarien- und Terrarienzeitschrift gute Photos eine ganz normale Erscheinung sind (man vergl. z. B. die Abbildungen von *Molge rittata* in den Mitteilungen von Lantz und diejenigen der *Salamandra caucasica* bei Cyrén[4]) sollte eine Arbeit, die auf wissenschaftliche Exaktheit Anspruch macht, der Zuhilfenahme der Photographie um so weniger entraten, als ja dem Nachprüfer der Untersuchungen über Veränderungen des Farbkleides infolge Einwirkung der Um-

3) Ein anderer Jünger Kammerer's, Alois Gaisch, bringt in den Verh. zool. botan. Ges. Wien, LXII, 1912, p. 54 unter dem Titel „Ein weiterer Beitrag zur künstlichen Schwarzfärbung des gefleckten Salamanders (*Salamandra maculosa* Laur.)" auch gleichzeitig einen weiteren Beitrag zu der Methode, mit der heutzutage mitunter „experimentell zoologisch" gearbeitet wird. Der Verfasser brachte Anfang Mai 1911 einen Salamander in ein Aquaterrarium, dessen Bodenteil schwarzer, feuchter Torfmull bildete. Nach 3 Monaten beobachtete er, dass eine Änderung der Zeichnung vor sich gegangen war; die Flecken waren viel kleiner geworden, ob einige schon verschwunden waren, wagt Verf. nicht zu entscheiden, da er das Tier bis zur Entdeckung der Veränderung nicht kontrolliert hatte. Auch hatten die Flecken einen düsteren Ton angenommen und es traten innerhalb ihres Grenzbereiches eine Menge feiner schwarzer Pünktchen auf. Jedermann, der sich mit Salamandern näher befasst hat, erwartet nun, dass das Tier, das augenscheinlich krank und außer stande war, sich zu häuten — daher die düstere Färbung der sonst hellen Flecken — nächstens eingehen werde; das geschah nun auch; Verf. fand das Tier tot im Wasser und stellte fest, dass die düstere Färbung nur scheinbar war und unter der alten Haut die gelben Flecken sichtbar wurden. Bei zwei anderen, unter gleichen Verhältnissen gehaltenen Exemplaren war trotz wiederholten Nachsehens keine Veränderung zu beobachten. Resultat der so gründlichen Beobachtung: Der Salamander wurde anfangs gar nicht näher angesehen, erst nach 3 Monaten, als er (angeblich) verändert war. Die Verdüsterung war eine scheinbare. Die beiden „Kontrollsalamander", bei denen „wiederholt nachgesehen" wurde, veränderten sich — wie zu erwarten stand — gar nicht. Und ein solches Ergebnis nimmt drei Druckseiten in Anspruch und soll die Annahmen Kammerer's stützen. Da kann wohl die experimentelle Zoologie sagen: „Herr, bewahre mich vor meinen Freunden!", denn solche Freunde sind diskreditierend für sie.

4) Bl. Aq. Terr. Kunde 23, 1912, p. 181—188; Ber. Senkenbg. Ges. 42, 1911; schöne Autochrombilder von *Salamandra* bei R. Weigel: Über homöoplastische und heteroplastische Hauttransplantation bei Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. Arch. Entw.-Mech. XXXVI. 1913, Taf. XXVIII.

welt außer dem Endstadium, dem Ergebnis des Experimentes eigentlich gar nichts positives zur Verfügung steht. Ergebnisse experimenteller Untersuchungen sollten aber doch nicht nur auf Treu und Glauben hingenommen werden müssen, und wo die Möglichkeit wirklich vorhanden ist, Vorstadien des endgültigen Resultates in einwandfreier Weise abzubilden, da soll man sie auch benützen. Ich kann auch Kammerer den Vorwurf nicht ersparen, dass er dieser Mühe ausgewichen ist und es vorgezogen hat, die beobachteten Veränderungen in vorgezeichnete Umrisse einzutragen. Nicht darum handelt es sich, ob die photographischen Abbildungen genauer sind als die gezeichneten, sondern darum, dass man den Entwickelungsgang der Zeichnung der einzelnen Individuen wirklich sehen kann und nicht bloß glauben muss. In der Wissenschaft sollen wir uns doch lieber auf das verlassen, was wir sehen können (wo wirklich etwas zu sehen ist), als auf das, was uns auch der ausgezeichnetste Experimentator zu glauben vorlegt.

Und dass Kammerer trotz gegenteiliger Äußerungen eigentlich nicht sehr darauf erpicht ist, dass seine Experimente bald wiederholt werden, geht aus den Worten seiner Einleitung (p. 7) zu der vorzitierten großen Arbeit hervor, in denen er die großen Schwierigkeiten eindringlich und nachdrücklich hervorhebt, die dem Experimentator bei der Ausführung dieser Versuche begegnen würden: „will er hier mit dauerndem und sicherem Erfolg experimentieren, so muss er ein gutes Stück seines Lebens daran wenden; unter einem bis zwei Jahrzehnten geht es nicht ab.“ Wenn das nicht Abschreckungstheorie ist, so weiß ich nicht, was es sonst sein soll. Einem eventuellen Nachprüfer prophezeien, dass er erst vielleicht in 20 Jahren seine Ergebnisse als richtig oder falsch erweisen kann, d. h. doch nichts anderes, als ihm den Wink geben, seine kostbare Zeit lieber auf etwas anderes zu verwenden. Ich habe eine solche Warnung schon vorgeahnt, als ich in einem Referat über Boulenger's *Alytes*-Arbeit (Zentralbl. f. Zoologie II, 1913, p. 349, Ref. 656), der zu wesentlich anderen Ergebnissen kam als Kammerer, sagte: „Man muss bedenken, dass diese Versuche de facto unkontrollierbar sind, da der Experimentator immer die Divergenzen auf nicht vollkommen übereinstimmende Versuchsanordnung beim Kontrollversuch zurückführen kann.“

Aus einem Vortrage von F. Megusar während der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte in Wien, 1913[5]) geht nun hervor, dass dieser nicht nur auf Grund umfangreichen (und, wie ich nach Besichtigung seiner Zuchten sagen kann, in tadellosem Gesundheitszustande befindlich gewesenen) Untersuchungsmaterials zu dem Ergebnisse gekommen ist, dass die Zeichnung des Feuersalamanders

5) Siehe das allerdings sehr kurz gehaltene Autoreferat im Sitzungsbericht B, Zweite Untergruppe der naturw. Abt. Nr. 13. p. 719.

durch die Farbe des Bodengrundes nicht beeinflusst wird, sondern dass seit einer Reihe von Jahren die Pflege der Versuchstiere gar nicht mehr in den Händen Kammerer's selbst lag, vielmehr Megusar anvertraut war, der jedenfalls keine Dezennien brauchte, um herauszubringen, was schon von vornherein zu erwarten war — dass Kammerer, der selbst die Begriffe von physiologischem und morphologischem Farbenwechsel mit Recht auseinanderhält, gar nicht bemerkt hat, dass es einen morphologischen Farbenwechsel nur insofern gibt, dass während der postembryonalen Entwickelung gewisse Zeichnungsformen einander ablösen, d. h. die phylogenetisch älteste, die bei der Jugendform auftritt, allmählich (und zwar ohne Rücksicht auf die Umwelt) durch eine andere ersetzt wird. Es könnte also die Fleckenfärbung sich von bleichgelb zu hochgelb und gelbrot verändern, aber von einer relativen Größenveränderung (ein absolutes Wachstum der Flecken gleichzeitig mit dem Wachstum des Tieres selbst ist ja selbstverständlich) kann nach meinen eigenen Erfahrungen keine Rede sein. Hätte die Fleckenzeichnung nicht stammes- oder im speziellen Falle wenigstens familiengeschichtliche Bedeutung, so wäre es höchst unverständlich, dass gewisse Zeichnungen, wie die auf dem oberen Augenlid und an den Extremitätenwurzeln so hartnäckig sich erhalten. Die von einer Mutter stammenden Tiere Megusar's, die ich gesehen hatte (und sie erwiesen sich auch dadurch als Geschwister, dass sie trotz großer Zahl alle von gleicher Größe waren — und zwar damals einem Stadium, das im Freien überhaupt selten gefunden wird und daher unmöglich in so großer Zahl gefangen werden kann) zeigten in der Zeichnung unverkennbare Übereinstimmung und zwar trotzdem sie unter den verschiedensten Lebensbedingungen gehalten worden waren. (Auch Kammerer spricht an verschiedenen Stellen von solchen hochgradigen Familienähnlichkeiten — Taf. X u. XIV, Fig. 10—11; Taf. X u. XV, Fig. 16—17 —, merkwürdig ist dabei nur, dass die Familienähnlichkeit bei ihm immer erst nach experimenteller Behandlung herauskommt — in den Anfangsstadien merkt man nichts davon.)

Zum Schlusse möchte ich noch bemerken, dass Stadien, wie sie die großen Tiere auf Taf. XIII darstellen (Fleckenverdüsterung ohne wesentliche Fleckenverkleinerung), sehr leicht dadurch entstehen, dass man die Tiere recht trocken hält (Kammerer gibt selbst an: ♀ der P-Generation auf trockenem Boden); sie können sich dann nicht häuten, die alte Haut, die auf den hellen Flecken festhaftet, ruft den Eindruck einer Verdüsterung hervor. Ich bin nicht davon überzeugt, ob Kammerer mir auch nur ein Exemplar dieser Düsterform vorweisen kann, für das diese Erklärung versagen würde.

Wien, 13. Juli 1914.

Nachschrift. Erst jetzt im Oktober ersehe ich aus den „Bemerkungen zu Kammerer's Abhandlung: Vererbung erzwungener Farbveränderungen IV“ von Erwin Baur (in Arch. Entw.-Mech. XXXVIII (1914, p. 682—684), dass den Tafeln XIV u. XV der Kammerer'schen Arbeit, die allerdings keine Serien, sondern nur Anfangs- und Endstadien vorstellen, photographische Aufnahmen zugrunde liegen. Schade, dass gerade diese, wie Herr Prof. Baur bemerkt, sehr schlechte, vielfach retuschierte Photographien sind, schade ferner, dass Kammerer erst jetzt die Retusche der Figuren — wenigstens 9 und 26 — auf Taf. XIV u. XV (nicht XV u. XVI, wie er angibt) erwähnt. Nicht ganz verständlich ist der Passus 3 (ad „Anfangs- und Endstadium“) der Aufklärungen Kammerer's. Stellen die hier erwähnten Abbildungen durchwegs verschiedene Tiere vor, so begreift man nicht recht, was ihre Abbildung für einen Zweck haben soll; solche Einzelexemplare kann man auch leicht zusammenkaufen, man braucht sie nicht zu züchten. Eine einzige photographierte Serie wäre vertrauenswürdiger als diese Nebeneinanderstellung geduldiger Stadien verschiedener Serien. Aber eine solche Serienaufnahme vermisse ich schmerzlich.

## Beobachtungen über den Parasitismus pelagischer Jungfische.

Von **Dr. Ludwig Scheuring, Helgoland**[1]).

Symbiose und Parasitismus sind zwei Erscheinungsformen von Lebensgemeinschaft, die durch viele Übergänge miteinander verbunden, es dem Beobachter oft schwer machen, sich für die eine oder andere zu entscheiden. Erschwert wird die Trennung beider sowohl durch die Variationsbreite der symbiotischen Erscheinungen, als auch durch die Mannigfaltigkeit der möglichen parasitären Lebensweisen. Bei der Symbiose werden nur in den allerseltensten Fällen beide Symbionten der gleichen Gemeinschaft aus dieser ein gleiches Maß von Vorteil ziehen; weit mehr wird der Fall eintreten, dass das Plus des Einen sich auf Kosten des Anderen vermehrt. Verschiebt sich das Verhältnis immer mehr zugunsten des einen Gesellschafters, so kommen wir zu Erscheinungen, die sich je nachdem einem Fress- oder einem Ektoparasitismus immer mehr nähern und schließlich zu einem echten Parasitismus führen können. Deshalb können nur sehr exakte Beobachtungen beider Symbionten in ihren natürlichen Verhältnissen und passende Experimente die Frage klar entscheiden, haben wir es in diesem oder jenem Fall mit Symbiose oder mit Parasitismus zu tun?

1) Diese Arbeit wurde dem Biol. Centralbl. im November 1913 eingereicht; infolge bedauerlicher Umstände wurde eine frühere Veröffentlichung, entgegen dem Wunsche des Verfassers, verhindert.

In folgendem soll das Verhältnis zweier Tiere, über deren gegenseitige Beziehungen noch Unklarheit bestand, näher betrachtet werden.

In dem Aquarium der Biologischen Anstalt Helgoland werden in einem der großen Schaubecken während des Sommers Quallen (*Cyanea capillata* und *Aurelia aurita*) gezeigt. Häufig sieht man hier unter der Scheibe der Haarqualle und zwischen ihren lang herabhängenden Fangfäden kleine Fische herumspielen, anscheinend völlig unbekümmert um die Nesselzellen, mit denen die langen Senker bewaffnet sind. Wir haben es hier mit den Jungen von *Gadus merlangus* und *Caranx trachurus* zu tun, die beide die Gewohnheit haben, sich unter dem Schirm der Qualle oder in deren nächster Nähe aufzuhalten.

Über den Zweck dieses eigentümlichen Aufenthaltes wusste man nichts ganz Sicheres. Im großen und ganzen ging die landläufige Meinung dahin, dass es sich bei dem Zusammenleben von den Jungfischen mit der Qualle um ein „ideelles Freundschaftsbündnis" handle: Die Qualle gewährt der zarten Brut Schutz unter und hinter ihren mit Nesselzellen bewehrten Tentakeln und lässt auch die Fische von dem Überflusse der an ihren Senkfäden hängenbleibenden kleinen Planktontieren zehren, wofür sie durch diese von den parasitischen Amphipoden (*Hyperia galba*), die sich in ihren Schirm einnagen, befreit wird. Jedoch wurde dieser Deutung als unbewiesen immer wieder Zweifel entgegen gestellt, und meist wurde das Verhältnis von Fisch und Qualle nicht weiter untersucht und nur auf die Abhängigkeit des Vorkommens der Jungfische von dem der Qualle hingewiesen.

Die Literaturangaben, die das Zusammenleben von Fischen mit Quallen behandeln, sind sehr spärlich und weit zerstreut. Möglicherweise ist mir deshalb auch die eine oder andere Quelle entgangen, um so mehr, da häufig sich derartige Notizen in größeren Arbeiten finden, deren Titel sie nicht vermuten lässt.

Der erste Forscher, der das Vorkommen von Jungfischen unter Quallen beobachtete und sich auch über die Art dieses Verhältnisses äußerte, war A. W. Malm. In Öfversigt af Kongl. Vetenskaps.-Akademiens Förhandlingar. Åttonde Årgången 1852 berichtet er in einem Aufsatze: Über die Brut von *Caranx trachurus* (Om yngel af *Caranx trachurus*) auf p. 226 folgendermaßen[2]). „Während meines Aufenthaltes in den Schären von Bohuslän im letzten Sommer sagte mir ein alter Fischer, dass der Wittling (*Merlangus*

2) Ich gebe das Zitat in deutscher Übersetzung wieder, weil doch die Kenntnis des Schwedischen nicht allgemein verbreitet ist. Für die Übersetzung bin ich Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. Heincke und Herrn Rektor Erichsen, Helgoland, zu Danke verpflichtet.

*vulgaris*) in der Qualle (*Cyanea capillata*) „gestiftet" (geboren) werde; ein anderer versicherte, dass die Qualle Heringsbrut fresse.

Um die Ursache dieser Äußerungen zu ergründen, fing und untersuchte ich eine Menge Quallen und fand in einer 7, in einer anderen 3 und in einer dritten 5 kleine Junge von *Trachurus*. Sie wurden alle zwischen den Ovarien der Qualle angetroffen. Und als ich versuchte, diese kleinen Tiere zu fangen, arbeiteten sie sich so weit als möglich unter den Schirm der Qualle. Mit der letzten, die ich erhielt, stellte ich folgende Versuche an: Nachdem ich die Fische in ein Gefäß mit Wasser gesetzt hatte, erhielt die Qualle ihre Freiheit wieder; und als ich sofort darauf einen Fisch nach dem anderen frei ließ, sah ich zu meinem größten Vergnügen, dass alle unter die Qualle, die sich um zwei Fuß gesenkt hatte, tauchten und augenblicklich unter den Schirm derselben flohen. Der Versuch wurde erneuert, aber vier meiner kleinen Fische starben dabei, so dass der eine allein seine, wie es schien, geliebte Qualle erreichte. Jetzt nahm ich die Qualle und setzte sie in ein am Strande liegendes, zur Hälfte gesunkenes Boot, und während der 3 Tage, die ich in Christineberg war, besuchte ich oft diese Qualle, unter deren Ovarien sich der kleine Fisch leise bewegte. Nachdem ich den Darmkanal des Fisches untersuchte und ihn voll mit Eiern der Qualle fand, zweifelte ich nicht mehr, dass diese kleinen Fische wie eine Art Parasiten bei der *Cyanea capillata* leben. Als Grund für diese meine vielleicht gewagte Annahme kann ich weiter anführen, dass ich bei Anstellung genauerer Untersuchungen diese Fischjungen niemals anders als bei der genannten Qualle antreffen konnte. Es verdient auch noch erwähnt zu werden, dass ich niemals eine andere Fischart bei der genannten Qualle gefunden habe, obwohl ich sie dann und wann unter tausenden Individuen von *Gobius ruthensparri* Euphras und anderen Fischen fand. Dass die Stachelmakrele schon sehr früh zwischen die Ovarien der Qualle geht, um sich dort zu nähren und dort bleibt bis der Fisch eine vollkommenere Entwickelung erreicht hat, kann schließlich auch daraus gefolgert werden, dass die Individuen, die in derselben Qualle gefunden wurden, fast alle dieselbe Größe hatten."

In seinem bekannten Werke: Göteborgs och Bohusläns Fauna, Ryggradsjuren 1877 kommt Malm p. 421 auf diese Beobachtungen zurück und fügt noch einige Ergänzungen hinzu. 1853, 1854, 1873 konnte er in Christineberg immer das gleiche Schauspiel beobachten. Immer fand er junge Stöcker unter der *Cyanea capillata*. Nur ein einziges Mal traf er sie auch unter *Rhizostoma aldrovandii* an und ist gewillt, in dieser Tatsache eine Ausnahme zu erblicken, die auf einem Irrtum des Fisches beruhe. P. 485 lesen wir zum ersten Male, dass auch junge Brut von *Gadus merlangus* mit der Qualle zusammenlebt. „Im Sommer kann man vom Lande oder von einem Boot aus

oft mehrere Exemplare sehen (gemeint junge *Gadus merlangus*) . . ., welche ich in dem klaren Wasser der Qualle *Cyanea capillata* folgen sah, genau in derselben Weise, wie dies bei den Jungen von *Caranx* der Fall ist . . .“ Am 3. Juni 1856 erhielt ich bei Känsö einige Junge von 19—30 mm Länge in Gesellschaft der genannten Qualle; den 7. August 1865 bei Strömstad auf dieselbe Weise, welche von 15—30 mm Länge und weiter an derselben Stelle in demselben Jahre welche von 50—60 mm Länge, die aber getrennt schwammen.“

Collet (1875) berichtet, dass während ihres pelagischen Lebens die Jungen von *Gadus morrhua* unter *Cyanea capillata* und *Medusa aurita* gegen die vielen Gefahren Schutz suchen (p. 106) und dass die Brut von *Gadus aeglefinus* und *Gadus merlangus* zusammen mit *Cyanea* gefunden wird (p. 108 u. 109).

Möbius und Heincke erwähnen in ihrem bekannten Werke: Die Fische der Ostsee, sowohl für *Caranx* als auch für *Gadus aeglefinus* und *Gadus merlangus*, dass deren Jugendformen zusammen mit der Qualle *Cyanea capillata* vorkommen „Nach Beobachtungen anderer Forscher sollen ganz junge Stöcker in den Ernährungshöhlen von Quallen leben“ (p. 216).

Smitt bezieht sich in: A history of Scandinavian Fishes, was *Caranx* anbetrifft, auf die Beobachtungen von Malm, die durch brieflich an Eckström berichtete Angaben von I. W. Grill bestätigt werden (p. 87 u. 88). In bezug auf Schellfischbrut heisst es p. 471 „Like the young of several other fishes, of the Horse Mackerel and the Cod for example, the Haddock fry according to Sars and Collett, seek shelter and food under the bodies of Medusae, together with which they drift about, until they are more than 50 mm long.“ Auch junge Dorsche suchen nach Smitt den Schutz der Qualle auf: „The fry now (10—15 Tage alt) seek shelter under Medusae and other floating objekts“ (p. 478). P. 491 bespricht der Autor dann das Verhältnis von jungen Wittlingen zu der Qualle, und hier wird zum ersten Male die schon vorn skizzierte Ansicht geäußert, dass der junge *Merlangus* als „Freund“ der Qualle diese von ihren Parasiten befreie . . . „The fry may be seen assembled in fairly great numbers under the large jelly-fish (*Cyanea capillata*) in which the sea abounds. Thus the fry of the Whiting like those of the Cod and other fishes, fly for shelter to these creatures and feed upon the crustaceans which live as parasites in the body of the jelly-fish or adhere to its long, filiform, and slimy tentacles. During the summer . . . small Whiting from 10 to 12 mm long may often be seen keeping close to a jelly-fish for hours, following its sluggish movements in a manner that seems to indicate a certain intimacy and mutual confidence between these strangely-assorted companions.“

In den Veröffentlichungen der Internationalen Meeresforschung wird häufig das Vorkommen von jungen Gadiden und *Caranx* zusammen mit Quallen erwähnt und die Abhängigkeit der ersteren von letzteren betont. Die Art des Abhängigkeitsverhältnisses aber wird nicht näher untersucht.

In „Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht" betonen Heincke und Ehrenbaum ausdrücklich, dass man wohl das Zusammenleben von Fisch und Qualle schon lange kenne, über den Zweck desselben aber noch nicht genügend unterrichtet sei. „Die Jugendformen der Bastardmakrele sind längst bekannt und oft beobachtet, namentlich wenn sie in kleinen Gruppen die Schirmquallen der Gattungen *Cyanea* und *Rhizostoma* umschwärmen, mit denen sie noch nicht völlig aufgeklärte Beziehungen erhalten" (p. 277).

Ausdrücklich hebt auch Heincke in: Die Eier und Jugendformen der Nutzfische in der Nord- und Ostsee und die Altersbestimmungen der Nutzfische, die Abhängigkeit des Vorkommens von Jungfischen von dem der Quallen hervor. „Es ist bekannt, dass die jungen Wittlinge, so lange sie noch etwas kleiner sind und eine pelagische Lebensweise führen, fast immer mit Quallen (meist *Cyanea*) zusammen gefunden werden. Ob dieser so charakteristische Aufenthalt der jungen Fische unmittelbar neben den Quallen, ja zwischen ihren Fangfäden — wie wir es oft in unseren Aquarien und zuweilen auch auf offener See nahe der Wasseroberfläche gesehen haben — eine Art echter Lebensgemeinschaft ist und welcher Art, ist noch nicht bekannt. Sicher ist, dass wir in unseren Oberflächennetzen fast niemals pelagische Wittlinge gefangen haben ohne auch zugleich Quallen zu fischen und, dass meist um so mehr Wittlinge in einem Fang waren, je mehr Quallen er enthielt. Wie weit übrigens auch die Jungfische anderer Gadiden-Arten, wie z. B. kleine Schellfische und Kabeljaue, mit Quallen zusammenleben, können wir aus Mangel an Beobachtungen noch nicht bestimmt sagen; wir wollen hier nur betonen, dass alle unsere pelagischen Jungfisch-Fänge Quallen enthielten und, dass Kabeljaue und Schellfische, wenn sie in solchen Fängen vorhanden waren, immer mit Wittlingen zusammen gefunden wurden, wobei die letzteren fast ausnahmslos in der Mehrzahl waren" (p. 39).

Ähnlich spricht sich der gleiche Forscher in dem 3. Jahresbericht: Die Arbeiten der Kgl. Biologischen Anstalt auf Helgoland in der Zeit vom 1. April 1904 bis 31. März 1905, aus. „Von besonderem Interesse ist die durch unsere Untersuchungen festgestellte merkwürdige Abhängigkeit der Brut gewisser dorschartiger Fische, wie des Kabeljaues, des Schellfisches und des Wittlings, von dem Vorkommen der Quallen, besonders der

sogen. Haarqualle. Wenn die Brut dieser Fischarten das Larvenstadium vollendet hat, führt sie eine Zeitlang ein pelagisches Leben in freiem Wasser und geht erst allmählich zum Leben auf dem Meeresboden über, am spätesten der Wittling, am frühesten der Kabeljau. Während dieses pelagischen Lebens nun trifft man diese drei Fischarten fast ausschließlich in Gesellschaft der genannten Quallen, in deren unmittelbarer Nähe und zwischen deren Fangfäden sie umherschwimmen. Dieses eigenartige, in seiner wahren Bedeutung noch nicht erkannte Zusammenleben von Fischen und Quallen ist in der Nordsee ein so enges, dass dort, wo keine Quallen sind, auch fast niemals junge Fische der genannten Arten gefunden werden. Wir sind in der nordwestlichen Nordsee auf hoher See tagelang gefahren, ohne eine Qualle gesehen und ohne einen pelagischen jungen Gadiden gefangen zu haben; sobald dann aber die ersteren wieder sich zeigten, waren auch diese sofort wieder da.

Da die Quallen in hohem Grade planktonische Tiere sind und durch Strömungen wahrscheinlich weit umhergetrieben werden, muss man annehmen, dass auch die Verbreitung der jungen Brut des Kabeljaues, Schellfisches und Wittlings in erheblichem Maße durch Strömungen beeinflusst werden kann."

Einige Seiten später heisst es dann noch in bezug auf den Wittling: „... Sie leben von 2—5 cm Länge in den Sommermonaten in enormen Mengen zusammen mit den Quallen in den oberflächlichen und mittleren Wasserschichten und bleiben auch sehr häufig noch dort, wenn sie zu 10, 15 und mehr Zentimeter herangewachsen sind" (p. 79).

Haben Heincke und Ehrenbaum darauf verzichtet, etwas Bestimmtes über die Art der Lebensgemeinschaft zwischen Jungfischen und Quallen zu behaupten, so wird an anderer Stelle die Ansicht geäußert, dass die ersteren bei den letzteren Schutz suchten. So sagt z. B. Griffini in bezug auf *Caranx* in einer Ittiologia italiana: „Fu osservato come i giovani individui accompagnino talora le grosse meduse, riparandosi anche sotto l'ombrello di queste, e trovando così una protezione negli organi urticanti di quei celenterati" (p. 408).

Auch T. W. Bridge und G. A. Boulenger machen sich bei der Bearbeitung der Fische in: The Cambridge Natural History diese Auffassung zu eigen. „The young ... of *Caranx trachurus* keep together in small bands in the neighbourhood of medusae, under which they seek shelter when disturbed."

Nicht nur in der Familie der Gadiden und der Carangiden finden wir ein Zusammenleben von Jungfischen mit Quallen. So weist z. B. die Familie der Stromateiden eine ganze Reihe von Arten auf, die mit Quallen zusammen angetroffen werden. Bekannt

ist, dass *Physalia* oft von einem Fisch dieser Familie, *Nomeus gronovii* Gmelin, begleitet wird. Waite berichtet in Rec. Austral. Museum Bd. 4, p. 39 darüber wie folgt: „It is noticed that *Nomeus* is only found on our coast, when the ‚Portuguese men-of-war' are driven ashore, and this is quite in accord with the habit of the fish in swimming beneath the *Physalia*." Über die Art der gegenseitigen Beziehungen der beiden äußert sich Waite p. 40: „The relationship which exists between *Nomeus* and *Physalia* is a very curious one, and invites speculation as to the advantage of the association. A similar partnership is known between fishes and medusae. The benefit must be primarily with the fish, for it is a voluntary agent, whereas the *Physalia* has no power of locomotion. If the fish secures safety from its enemies by entering the area embraced by the deathly tentacles of the *Physalia*, which attains a length of ten to twelve feet, it must be immune to their influence; a remarkable condition considering that as I have previously recorded, small fish have often been seen in their stomachs and entangled in their tentacles" (Waite, Austral. Museum Mem. Bd. 4, 1899, p. 15)[3]). Auch in bezug auf den Nahrungserwerb stellt sich nach seiner Ansicht der Fisch bei dem Zusammenleben mit der Qualle besser. „It is probable that, in addition to protection, the fish derives its food from association with *Physalia* . . . The *Physalia* doubtless paralyses many more animals than it can consume. — The residue falling to the lot of the fish, which may be present to the number of ten" (p. 41).

Um endlich über das Verhalten von Jungfisch zur Qualle Klarheit zu erhalten, stellte ich in den Becken der Biologischen Anstalt eine Reihe von Beobachtungen und Versuchen an. In der Hauptsache wurden dazu junge Wittlinge und *Cyanea capillata* benutzt und nur die wesentlichsten Befunde wurden an jungen *Caranx* nachgeprüft.

Die Quallen halten sich in den Becken nur für kürzere Zeit vollkommen frisch und werden deshalb öfter durch andere ersetzt. Bei dieser Gelegenheit fiel mir auf, dass die in dem Becken befindlichen Fische sich gierig auf die bei dem Transport der Qualle von dieser losgerissenen Ovarfetzen stürzten und sie verschlangen. Dieses Tun erweckte ganz den Anschein, als ob hier die Fische ihre natürliche Nahrung vor sich hätten, die selbstredend am liebsten genommen wird. Bestärkt wurde ich in diesem Gedanken durch den Umstand, dass die Aufzucht von Wittlingsbrut zusammen mit Quallen fast immer Erfolg hat, wogegen die Fische, wenn sie getrennt von Quallen gehalten werden, viel eher sterben, selbst wenn

3) Nach Garman (Bull. Lab. Nat. Sc. 1896, p. 86) werden aber auch die kleinen *Nomeus* selber häufig von der *Physalia* getötet und verzehrt.

sie regelmäßig und reichlich mit frischem Plankton gefüttert werden. Beobachtete man die Fische weiter, so konnte man oft genug sehen, wie, nachdem sie alle losgerissenen und herumtreibenden Ovarfetzen der Quallen aufgefressen hatten, sie lebhaft nach deren Genitalhöhlen stießen und Eibündel herausrissen. Aber nicht nur die Eierstöcke der Quallen waren solchen Angriffen ausgesetzt, sondern oft wurde auch an den Tentakeln herumgezerrt. Nie aber konnte ich beobachten, dass die häufig in dem Schirm der Quallen schmarotzenden Amphipoden (*Hyperia galba*), die in allen Größen vorhanden waren, irgendwie von den Fischen beachtet wurden.

Bei der Magenuntersuchung eines Fisches, der mehrere Tage ständig mit Quallen zusammen war, fand ich die Verdauungsorgane prall angefüllt mit Ovar- und Tentakelfetzen, konnte aber nicht die Spur von Kopepoden oder anderen Krustern finden, obgleich die Quallen (und somit auch die Fische) täglich reichlich mit Plankton gefüttert wurden und oft genug tote Krebschen an ihren Senkfäden hingen.

Nun isolierte ich einige Fische verschiedener Größe von den Quallen und ließ sie 1—2 Tage hungern. Dann wurden sie mit Ovarfetzen gefüttert. Rasch wurden diese verschlungen; und solche Mengen nahmen die Fische zu sich, dass man ihrer äußeren Körperform deutlich den überfüllten Magen ansehen konnte.

Nach einer abermaligen Hungerperiode wurde den Fischen ein Gemisch von Ovarfetzen und kleinen lebenden Krustern (Kopepoden und Dekapodenlarven) gereicht. Wieder stürzten sich die kleinen Wittlinge gierig auf die ersteren, während letztere gar keine Beachtung fanden.

Dann wurde den gut ausgehungerten Tieren eine größere Menge von *Hyperia galba* in allen Größen vorgesetzt. Aber auch nicht eine der Amphipoden fand den Weg in den Magen der jungen Wittlinge.

Auf reines Plankton, das den Fischen gereicht wurde, gingen die meisten gar nicht; nur die größeren Exemplare (über 9 cm) nahmen nach einigem Zögern wenige Kruster, aber, wie es schien, durchaus nicht mit Eifer und Fresslust, sondern nur weil sie anscheinend der Hunger dazu trieb. Die jüngsten Fische dagegen weigerten die Annahme von Plankton vollkommen.

Alle die vorliegenden Versuche wurden mehrfach wiederholt und auch zum Teil an *Caranx* nachgeprüft. Nach ihnen steht somit fest, dass die jungen Wittlinge und Pferdemakrelen als echte Parasiten der Qualle aufgefasst werden müssen. Sie leben ausschließlich von Teilen der Qualle. Malm hatte also mit seiner diesbezüglichen Vermutung recht. Die Qualle hat von dem Zusammenleben mit den Fischen gar keine Vorteile, denn ihre Parasiten werden ja von diesen als Nahrung verschmäht; es kann des-

halb nicht von einem Freundschaftsverhältnis zwischen Qualle und Fisch die Rede sein, es handelt sich um einen Parasitismus, nicht um eine Symbiose.

Fragen wir uns, wie und warum sich vermutlich das Parasitieren der Jungfische bei den Quallen herausbildete, so müssen wir den Grund hierfür in einer Anpassung an das pelagische Leben, verbunden mit einem stigmotaktischen Fluchtinstinkt, suchen.

Sehr viele freilebende Jungfische werden nur unter treibenden Algen u. s. w. angetroffen. Diese gewähren ihnen sowohl Schutz als auch Nahrung; bei Verfolgung verschwinden die Larven rasch unter und zwischen dem Gewirr von Halmen und Stengeln, und die an den Pflanzen ansitzenden und daran herumkriechenden Tiere bilden ihre Hauptnahrungsquelle. Treibende Tangmassen finden sich aber immer mehr in der Nähe der Küste als auf der offenen See. Extrem pelagische Larven werden deshalb auf der Hochsee nicht genug Unterschlupf unter derartigen Treibmassen finden. Diese passen sich nun den rein pelagischen, ebenfalls treibenden Quallen an und suchen bei ihnen, genau wie ihre Verwandte unter Algen, Schutz und Nahrung.

Eine gute Stütze für diese hier skizzierte wahrscheinliche Heranbildung des Parasitismuses bietet das Verhalten der Jungfische verschiedener Gadiden.

Die jungen *Gadus pollachius* führen kein eigentlich pelagisches Leben und werden ausnahmslos unter und zwischen Algen der Strandregion gefangen. *Gadus virens* zeigt schon etwas die Tendenz zum Leben in freiem Wasser; seine Larven finden sich hauptsächlich unter Triftmassen. *Gadus morrhua* lebt wohl in der Jugend pelagisch, geht aber früh zum Leben auf dem Grund und in der Tangregion über. Seine Brut wird in der Hauptsache unter treibenden Algen angetroffen, kommt aber auch zuweilen unter Quallen vor. Später als der Dorsch geht der Schellfisch[4]) zum Bodenleben über. Seine Larven schätzen denn auch das Zusammenleben mit der Qualle, obgleich auch ihr Vorkommen unter Triftmassen allgemein ist. Der pelagischste Gadide ist der Wittling. Seine Brut ist vollkommen auf das Parasitieren bei der Qualle spezialisiert und hat verlernt, sich, wie ihre Verwandten, von kleinen Krustern zu nähren. (Man vergleiche die oben zitierten Beobachtungen von Heincke.)

Durch meine Experimente wurde die Frage nach der Immunität der Jungfische gegen die Nesselzellen der Qualle nicht angeschnitten. Ich möchte dazu nur die Vermutung äußern, dass eine derartige

4) Ich hatte leider keine Gelegenheit, mit jungen *Gadus aeglefinus* zu experimentieren, um festzustellen, ob diese noch Plankton, besonders kleine Kruster als Nahrung annehmen.

absolute Unverletzbarkeit des Fisches nicht angenommen zu werden braucht. Die Mund- und Rachenpartien müssen zwar gegen die Wirkung der beiden unempfindlich sein, da die Tentakel ja gefressen werden. Im übrigen kann man häufig sehen, wie es dem Fisch gelingt, infolge seiner geschickten Bewegungen die Berührung der nesselnden Fäden mit dem Körper zu vermeiden. Außerdem fragt es sich doch noch, ob bei einer eventuellen Berührung die Nesselfäden genug Kraft haben, die ziemlich dicke schleimige Epidermis des Fisches zu durchstoßen.

### Literaturverzeichnis.

Bridge, T. E. and Boulenger, G. A. 1904. Fishes. In: Cambridge Natural History, Bd. 7.

Collet, R. 1875. Norges Fishe med Bemaerkninger om deres Udbredelse, Trykt som Tillaegsh. til Vidensk. Selsk. Forh. f. 1874.

Griffini. 1904. Ittiologia italiana.

Heincke, Fr. und Ehrenbaum, E. 1900. Eier und Larven von Fischen der Norddeutschen Bucht. In: Wiss. Meeresunters. N. F., Abt. Helgoland, Bd. 3.

Heincke, Fr. 1905. Die Eier und Jugendformen der Nutzfische der Nord- und Ostsee und die Altersbestimmungen der Nutzfische. In: Rapports et Procès-verbeaux, III. Gesamtbericht, Anlage E.

— 1906. Die Arbeiten der Kgl. Biologischen Anstalt auf Helgoland im Interesse der Internat. Meeresforschung in der Zeit vom 1. April 1904 bis 31. März 1905. In: Die Beteiligung Deutschlands an der Internat. Meeresforschung, III. Jahresbericht.

Malm, A. W. 1852. Om yngel af *Caranx trachurus*, in Öfersigt af Kongl. Vitensk. Akad. Förh. Åttonde Årgången 1852.

— 1877. Göteborgs och Bohusläns Fauna, Ryggradjuren.

Möbius, K. und Heincke, Fr. 1883. Die Fische der Ostsee. Kiel.

Smitt, F. A. 1893. A History of Scandinavian Fishes, II. Ed.

Waite, E. R. 1908. Additions to the Fish-Fauna of Lords Howe Islands, Nr. 2. In: Rec. Austral. Mus. Bd. IV, 1901—1903.

---

## Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen[1]).

Von **Dr. med. Rudolf Brun.**
Assistent an der Nervenpoliklinik der Universität in Zürich.

M. H.! Das Problem der Orientierung im Raum bietet bekanntlich auch beim Menschen ein nicht geringes psychophysiologisches und klinisches Interesse; — ich erinnere hier nur an das staunenswerte Orientierungsvermögen, welches, nach den Berichten zahlreicher Forschungsreisender, Angehörige gewisser wilder Völkerschaften an den Tag legen sollen, sowie andererseits an jene merkwürdigen und schweren Orientierungsstörungen, welche der Neurologe bei der Rinden- und bei der sogen. Seelenblindheit zu beobachten Gelegen-

1) Vorträge, gehalten in der psychiatrisch-neurologischen Gesellschaft in Zürich, am 12. Dezember 1914 und am 23. Januar 1915.

heit hat. Doch ist diese Frage beim Menschen naturgemäß eine außerordentlich verwickelte; sie ist hier (wie übrigens auch bei den Säugern) experimentell noch kaum ernstlich in Angriff genommen[2]) und daher selbst mit Bezug auf die Beteiligung der wesentlichsten Komponenten noch sehr wenig geklärt. Dagegen vermag die experimentelle Analyse der um vieles einfacheren Verhältnisse bei niedrigeren Organismen (Vögeln, Insekten) uns wenigstens einen rohen Einblick in die Prinzipien zu gewähren, nach denen der komplizierte Mechanismus der Fernorientierung sich abwickelt, und eine Reihe wichtiger Gesichtspunkte als Basis für künftige Fragestellungen. Durchgeht man aber die reiche diesbezügliche Literatur, so ist man vielfach überrascht zu sehen, wie willkürlich manche sonst streng wissenschaftliche Autoren bei der theoretischen Beurteilung ihrer an sich sehr sorgfältigen und klaren Beobachtungen verfuhren; — eine Willkür, die vielfach selbst vor der Aufstellung ganz abenteuerlicher, physiologisch unbegreiflicher und schon erkenntnistheoretisch von vornherein unhaltbarer Hypothesen nicht zurückschreckte: Geheimnisvolle, noch unentdeckte Kräfte (Fabre, Bethe), eine „absolute, von allen sinnlichen Anhaltspunkten der Außenwelt unabhängige innere Richtungskraft“ (Cornetz), eine absolute Kenntnis der vier Kardinalpunkte des Raumes (Berthelot), Wahrnehmung des Erdmagnetismus (Viguier) oder „infraluminöser Strahlen“ (Duchatel), ein „nasaler Raumsinn“ (Cyon), eine minutiöse kinästhetische Registrierung sämtlicher beim Hinweg ausgeführter Körperdrehungen (Bonnier, Reynaud, Piéron), eine Polarisation chemischer Duftteilchen (Bethe); — alle diese und noch manche andere mysteriöse Fähigkeiten wurden nacheinander zur „Erklärung“ der Fernorientierung der Brieftauben, Bienen und Ameisen mit herangezogen. Die Ursache aller dieser wissenschaftlichen Missgriffe ist m. E. in einem gewissen Mangel an allgemein-biologischen Gesichtspunkten zu suchen; es fehlte an einer festeren theoretischen Grundlage, welche eine einheitliche Betrachtungsweise der Orientierungsphänomene im allgemeinen, ihrer verschiedenen biologischen Stufen und der allgemeinen psychophysiologischen Gesetze, welche sie beherrschen, ermöglicht hätte. Eine solche theoretische Basis habe ich in meiner Monographie über die Raumorientierung der Ameisen[3]) in ihren Umrissen zu skizzieren versucht und die dabei gewonnenen Gesichtspunkte haben sich mir auch bei meinen speziellen experimentellen Fragestellungen als praktisch und fruchtbar erwiesen. Ich möchte Sie

2) Systematische Untersuchungen über den kinästhetischen Richtungssinn des Menschen wurden erst in jüngster Zeit von Szymanski (Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. 1913) ausgeführt.

3) Brun, Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen. — Gustav Fischer, Jena 1914.

daher auch an dieser Stelle zunächst mit diesen allgemeinen Gesichtspunkten bekannt machen, bevor ich, im zweiten Teile meines Vortrages, zur Darstellung der experimentellen Ergebnisse bei den Ameisen übergehe, — um so mehr, als eine solche theoretische Übersicht Ihnen auch das Verständnis der dort zu erörternden, oft recht komplizierten Versuchsanordnungen wesentlich erleichtern dürfte.

## I.

## Über Raumorientierung im allgemeinen.

Als Orientierung im Raum können wir ganz allgemein die Fähigkeit der Organismen definieren, ihren Körper oder Teile desselben in bestimmter Weise auf die einwirkenden Reize einzustellen, bezw. ihre räumliche Fortbewegung in irgendeiner gesetzmäßigen Weise auf die betreffenden Reizquellen zu beziehen. Nach dieser allgemeinen Definition kommt die Orientierungsfähigkeit wohl sämtlichen Organismen, auch den sesshaften, ohne Ausnahme zu: Sie ist eine primäre Eigenschaft des lebenden Protoplasmas und als solche schon mit jeder primären Reizbeantwortung verknüpft.

Versuchen wir, die ungeheure Mannigfaltigkeit aller hier in Betracht kommenden Erscheinungen nach biologischen und physiologischen Gesichtspunkten zu gruppieren, so können wir sie zunächst zwanglos in zwei Hauptkategorien unterbringen und unterscheiden:

I. Eine propriozeptive (absolute) und II. eine exterozeptive (relative, relationelle) Orientierung.

**I. Die propriozeptive Orientierung** empfängt ihre Angaben ausschließlich von inneren, d. h. bei passiven oder aktiven Bewegungen in den bewegten Teilen selbst entstehenden Reizen; sie hat deshalb keinerlei nähere Beziehungen zur Außenwelt, sondern orientiert den Organismus lediglich über seine absolute Lage im umgebenden Raum, bezw. über die gegenseitige Stellung seiner Glieder. Natürlich tritt die propriozeptive Orientierung auch bei der exterozeptiv orientierten Lokomotion jeweilen ausgiebig in Funktion, jedoch nur als notwendige Vorbedingung zur korrekten Ausführung der dabei stattfindenden Einzelbewegungen, niemals im Sinne einer Direktion der Gesamtleistung, hinsichtlich des Bewegungszieles.

Die propriozeptive Orientierung ist eine statische oder eine dynamische, je nachdem, ob ihr Zweck sich in der einfachen Beantwortung der primären „Positionsreize“ erschöpft, oder ob das Resultat dieser primären Antwortbewegungen seinerseits wieder in einem höheren Zusammenhange registriert und zum Aufbau neuer, sekundärer Orientierungen verwertet wird.

1. Bei der statischen Orientierung handelt es sich um einfache Einstellungsbewegungen des Körpers oder seiner Teile in

einem bestimmten Verhältnis zur Lotrichtung der Schwerkraft. Bei den Pflanzen sind diese Bewegungen äußerst träge; sie beruhen hier offenbar auf polar ungleicher Wachstumsintensität in den von dem Reize getroffenen Zellen und führen so allmählich zu jenen Wachstumseinstellungen des Pflanzenkörpers, wie sie als Axotropismen (Geotropismus, Heliotropismus u. s. w.) bekannt sind. Wir können diese primitivste Form der räumlichen Orientierung als plasmostatische Orientierung bezeichnen und der neurostatischen Orientierung der Tiere gegenüberstellen, wo die betreffenden Einstellungsbewegungen äußerst prompt und in feinster Anpassung an die fortwährend stattfindenden aktiven Änderungen des Körpergleichgewichts durch Vermittlung komplizierter statotonischer Sinnes- und Reflexapparate erfolgen.

2. Die dynamisch-propriozeptive Orientierung baut sich auf aus einer mehr oder minder komplizierten zeitlichen Sukzession derjenigen sekundären propriozeptiven Registrierungen, welche man als Kinästhesien (im weitesten Sinne) zu bezeichnen pflegt.

Die Statolithenapparate, die Organe der Seitenlinie, die Bogengänge des Labyrinths, zeigen dem Organismus passive Lageveränderungen der Körperachse bekanntlich auch dann an, wenn alle übrigen Kinästhesien und exterozeptiven Merkzeichen ausgeschaltet sind. Dass dem so ist, beweist die interessante Tatsache, dass Taubstumme unter Wasser (wo der myostatische Sinn ausgeschaltet, bezw. sehr herabgesetzt ist) sehr oft jede Orientierung über die absolute Lage ihres Körpers im Raum verlieren und sogar nicht mehr wissen, was oben und unten ist. Wir können die Funktion der statischen Apparate zusammen mit dem myostatischen Sinn (nebst den entsprechenden passiven Spannungswahrnehmungen in den Sehnen, Gelenken und der Haut) als passiven Lagesinn oder als passive Kinästhesie zusammenfassen. Im Gegensatz zu ihm orientiert die aktive Kinästhesie, der Muskelsinn sens. strict. oder besser: der „Bewegungssinn" in ziemlich genauer Weise über den jeweiligen aktiven Kontraktionsgrad in den verschiedenen Muskelgruppen und somit auch über die bei Ausführung bestimmter kinetischer Figuren (z. B. „Vierteldrehung rechts") zu benutzenden Synergien und Sukzessionen. Als Barästhesie („Schwere- oder Kraftsinn") registriert er ferner in roher Weise die aktive Erhöhung des Muskelwiderstandes, welcher beim Bergansteigen zur Überwindung der Schwere oder beim Bergabsteigen zur Verhinderung des passiven Falles erfordert wird und ermöglicht so eine gewisse Schätzung des Neigungswinkels. Und schließlich wäre es denkbar, dass auch von der Länge einer zurückgelegten Wegstrecke dadurch eine gewisse Vorstellung entstehen würde, dass die Intensität der dabei auftretenden Ermüdungsgefühle der Weglänge irgendwie proportional ist. In diesem Sinne ist man also auch berechtigt, von einem „Er-

müdungssinn", oder — nach seiner Funktion — geradezu von einem Strecken- oder Podometersinn zu sprechen.

Die Bedeutung aller dieser Kinästhesien für die räumliche Orientierung wird im allgemeinen entschieden unterschätzt; man hat sich gewöhnt, dieselben unter die sogen. „dunkeln Empfindungen" zu rechnen, welche keine klarer assoziierten Vorstellungen zu erwecken vermögen. Das ist aber ein Irrtum, denn schon die alltägliche Beobachtung lehrt, dass diese komplexen Sensationen unter Umständen sehr deutliche kinästhetische Engrammsukzessionen[4]) hinterlassen, die — im Verein mit exterozeptiven Sinneserfahrungen, aber nur mit diesen! — auch für die lokomotorische Orientierung im Raume von der größten Bedeutung sind. Jeder weiß z. B. aus eigener Erfahrung, wie sicher man im Dunkeln die nötigen Drehungen und Wendungen ausführt, um, sagen wir, vom Bette zum Waschtisch oder zur Zimmertür zu gelangen. Aber hier hat uns der Tastsinn zuvor über die relative Lage des Bettes belehrt und von diesen exterozeptiven Anhaltspunkten aus können wir dann getrost die gewohnte kinästhetische Reise ins Dunkle antreten, die uns im fremden Hotelzimmer natürlich an ganz verkehrte Orte hinbefördern würde. — Noch viel feiner sind die kinästhetischen Engrammsukzessionen bekanntlich bei den Blinden entwickelt; sie bilden hier wohl den wesentlichsten Inhalt des Engrammschatzes, welcher diesen Leuten ihre oft so staunenswerte Sicherheit in den ihnen bekannten Räumen, ja selbst in den Straßen ihrer Heimatstadt verleiht.

**II.** Während die propriozeptive Orientierung sich nur auf die Lage und Bewegung des Körpers in einem sozusagen „absoluten" Raume bezieht, orientieren **die exterozeptiven Sinne** den Organismus **relationell**, d. h. sie setzen ihn in Beziehung zu ganz bestimmten Punkten in der Außenwelt. Die notwendige Voraussetzung hierzu ist natürlich eine mehr oder minder scharfe sinnliche Lokalisation der betreffenden Reize, oder mit anderen Worten: Die Ausstattung der betreffenden Sinne mit Ortszeichen. Sich im Raum exterozeptiv orientieren heisst also: Exterozeptive Reize auf den rezipierenden Sinnesflächen scharf lokalisieren.

Ein Beispiel wird Ihnen dies klar machen: Beim Menschen kommt der Geruchssinn für eine exaktere räumliche Orientierung nur deshalb nicht in Betracht, weil die rezipierende Sinnesfläche — die Riechschleimhaut — tief im Inneren des Schädels versteckt liegt und daher die von den verschiedenen Gegenständen ausgehenden Ge-

4) Ich bediene mich im folgenden (wie schon in früheren Arbeiten) zur Bezeichnung mnemischer Vorgänge im wesentlichen der einfachen und klaren Terminologie von R. Semon (Die Mneme, 2. Aufl., Leipzig 1908).

ruchsemanationen nicht räumlich getrennt, sondern in diffuser Mischung empfängt. Anders bei den Ameisen: Hier sind die Geruchssensillen oberflächlich an symmetrischen und äußerst beweglichen Organen, den Fühlern, angebracht und mit diesen ihren „beweglichen Nasen" (wie Forel sich treffend ausdrückt) pflegen die Ameisen außerdem fortgesetzt alle Objekte, die sie beriechen wollen, in allen Ebenen des Raumes abzutasten. Der Geruchssinn der Ameisen ist also ein Kontaktgeruchssinn, ein relationeller „topochemischer Sinn" (Forel), welcher seinen Trägern ganz exakte olfaktorische Raumempfindungen (und event. olfaktorische Raumvorstellungen) vermitteln muss. —

Die exterozeptive Orientierung fängt nicht erst bei der Lokomotion an, sondern sie erstreckt sich zunächst auch

1. auf den eigenen Körper und dessen nächste Umgebung. Sie kann hier eine reflektorische oder eine spontane sein.

a) Zu den exterozeptiven Orientierungsreflexen gehören alle diejenigen reflektorischen Antwortbewegungen, welche mit Ortszeichen versehen sind, d. h. deutlich nach der gereizten Stelle hinzielen. Unter den spinalen Orientierungsreflexen dieser Kategorie sind der Wischreflex des dekapitierten Frosches (bei Betupfen des anderen Beines mit Säure) und der Kratzreflex des Rückenmarkshundes (Sherrington) schöne, jedem Physiologen bekannte Beispiele. Von den kortikalen Reflexen gehören hierher der Plantarreflex des Fußes, die Seh- und die Hörreflexe (Augeneinstellung nach dem optischen Reiz, Kopf- und Blickwendung nach der Schallquelle).

b) Die höchste Stufe der orientierten Gliedbewegungen bilden die spontanen Zielbewegungen, das Greifen, Zeigen, Abtasten mit den Fingern, das Fixieren mit den Augen u. a. m.

2. Mit dem Auftreten der spontanen Lokomotion nimmt die Orientierung im Raum wesentlich andere Formen an. Sie wird zur lokomotorischen Fernorientierung, welche nicht mehr allein auf die Befriedigung unmittelbarster Bedürfnisse des nächsten Raumes hinzielt, sondern zum Teil auf entferntere biologische Ziele gerichtet ist: Aufsuchung des andern Geschlechts, Herbeischaffung von Nahrung und Baumaterial zum Nest — oft aus weiter Ferne, endlich Nestwechsel, Raub- und Kriegszüge aller Art mit vorausgehenden Erkundungsreisen einzelner: Eine ganze biologische Welt.

Während eine reflektorische Gliedorientierung gewöhnlich durch jeden beliebigen (genügend kräftigen) Reiz der betreffenden Sinnesqualität ausgelöst werden kann (z. B. eine Augeneinstellungsbewegung durch jeden beliebigen optischen Reiz), so ist für die orientierte Lokomotion charakteristisch, dass es hier selbst in den allerprimitivsten Fällen nur ganz bestimmte, nach Quantität und Qualität spezifische Reize sind, auf welche der Organismus mit einer

nach Vorzeichen[5]) und Richtung meist ebenfalls spezifischen Orientierung antwortet. Ein so spezialisierter Prozess hat nun offenbar mit primärer Reizbeantwortung schon nichts mehr zu tun, er setzt vielmehr unbedingt noch das Dazwischentreten eines weiteren, mnemischen Faktors voraus. Nach der Natur dieses mnemischen Prozesses, wie er sich, Hand in Hand mit der fortschreitenden Ausbildung besonderer Reizleitungs- und Reizspeicherungsapparate, im Laufe der Phylogenie allmählich differenzierte, kann man nun bei der lokomotorischen Fernorientierung wiederum zwei Hauptformen unterscheiden: Eine mehr primitive, die unmittelbare oder direkte Orientierung, und eine höhere Stufe, die mittelbare oder indirekte Orientierung.

a) Eine unmittelbare oder direkte Orientierung liegt dann vor, wenn das Endziel der Lokomotion als aktueller Reiz direkt sinnlich wahrgenommen wird.

Entspricht einem spezifischen Fernreiz ein vorgebildeter Mechanismus, der im Organismus gleichsam ab ovo für ihn bereitlag, so ist die resultierende Orientierung als Ekphorie eines erblichen Engrammkomplexes zu betrachten und zwar kann es sich da wieder entweder um einen Tropismus, oder um einen Reflexautomatismus, oder endlich um einen Instinktautomatismus handeln.

Wenn eine direkte Orientierung unabänderlich in der Einfallsachse des Reizes erfolgt, so ist man berechtigt, von einem Tropismus (Loeb, Verworn) zu sprechen. Doch sollte m. E. diese Bezeichnung ausschließlich auf die entsprechenden einfachen Reizbeantwortungen niederster Organismen, bei denen weder spezifische Sinnesorgane noch ein zentrales Nervensystem ausgebildet sind, beschränkt bleiben[6]). Bei den höheren Tieren, wo diese Apparate vorhanden sind, bringt der „tropische Reiz" gewöhnlich einen komplizierteren vorgebildeten Automatismus zur Auslösung, nämlich einen Reflex-, bezw. einen Instinktautomatismus.

Eine reflektorische Fernorientierung darf nur dann angenommen werden, wenn eine zwangsmäßig erfolgende Lokomotion zeitlich streng an die Fortdauer des adäquaten richtunggebenden Reizes gebunden ist und bei Erlöschen dieses Reizes sofort ebenfalls aufhört. Ein Frosch z. B. kriecht und springt nur so lange nach der Fliege, als diese sich bewegt; sobald sie stillsitzt, erlischt

5) Nach der Reizquelle hin oder von ihr weg.

6) Vollends als Missbrauch ist es zu bezeichnen, wenn Szymanski (Arch. f. d. ges. Physiologie 138. 1911) neuerdings sogar den Begriff des „Mnemotropismus" aufstellt und darunter solche Fälle versteht, wo eine bestimmte Richtung unter dem Einfluss einer mnemischen Erregung (z. B. bei Ameisen infolge der Erinnerung an eine vorher stattgehabte Winkelabweichung, zu der man sie gezwungen hatte) eingeschlagen wird. „Tropisch" im eigentlichen Sinne des Wortes können unter allen Umständen nur aktuelle (originale) Reize wirken.

das Interesse des Amphibiums an dem soeben noch anscheinend heiß begehrten Nahrungsobjekt. Wir können solche reflektorischen Fernorientierungen als einphasige Bewegungskomplexe bezeichnen, weil hier der hereditäre Engrammkomplex sich in der einen Phase der orientierten Lokomotion vollständig erschöpft.

Anders beim Instinktautomatismus. Hier ekphoriert der primäre Richtungsreiz einen bereits hochdifferenzierten, mehrphasigen hereditären Engrammkomplex, der sich, einmal angetönt, durch alle seine Phasen in ziemlich autonomer Weise, d. h. unabhängig von der Fortdauer des primär auslösenden Reizes, wie eine willkürliche Handlung, abwickeln kann. Das hängt mit zwei Eigentümlichkeiten solcher mehrphasiger hereditärer Komplexe (= Instinkte) zusammen: Einmal damit, dass sie aus einer Reihe sukzessiv assoziierter Einzelengrammkomplexe (zeitlicher Phasen) zusammengesetzt sind, welche durch sogen. „phasogene Ekphorie“ manifest werden können, indem die durch den Ablauf jeder Phase jeweilen neu entstandene energetische Situation an sich wiederum als „adäquater Reiz“ ekphorisch auf die nächstfolgende Phase wirkt[7]). Zweitens besitzen aber die meisten Instinkte auch eine gewisse Plastizität (individuelle Anpassungsfähigkeit), die sich darin äußert, dass sie sich mit plastischen Engrammen, d. h. solchen, welche erst während ihres Ablaufs neu erworben wurden, assoziieren und so gewisse Veränderungen (Korrekturen, Ergänzungen, Hemmungen) ihres Ablaufs erleiden können.

Ein Beispiel möge das veranschaulichen. Es gibt Nachtschmetterlinge, welche den Duft ihrer Weibchen auf kilometerweite Entfernung zu wittern imstande sind. Sobald ein solcher Schmetterling diesen spezifischen Duft rezipiert, wird er sich nach derjenigen Richtung in Bewegung setzen, nach welcher der Reiz zunimmt. Angenommen nun, ein Windstoß verwehe auf einige Minuten diese äußerst feine Emanation. Wird das Männchen seinen Flug unterbrechen? Keineswegs! Denn da die hereditäre Engrammsukzession (in unserm Falle die verschiedenen Phasen des Sexualinstinkts) noch nicht durchlaufen ist, sondern sich vielmehr erst in ihrer ersten oder Orientierungsphase befindet, so dauert die entsprechende mnemische Erregung fort. Da aber anderseits der tropische Originalreiz, welcher den Ablauf dieser Phase realisierte, verschwunden ist, so kann der Flug des Männchens jetzt natürlich nicht mehr orientiert sein, sondern wird einen unruhig hin- und herpendelnden Charakter annehmen: Das Tier „sucht“ gleichsam den verloren gegangenen Reiz[8]).

7) Das bedingt zugleich einen gewissen Zwang, die einmal begonnene Sukzession unter allen Umständen zum Ende zu führen: Die mnemische Erregung dauert während des ganzen Ablaufs an.

8) Diese instinktive Unruhe wird regelmäßig beobachtet, wenn man den Ablauf einer hereditären Engrammsukzession plötzlich dadurch unterbricht, dass man

Es besteht aber noch eine zweite Möglichkeit: Das Tier hatte vielleicht während seines ziemlich geradlinigen Fluges nach der Duftquelle zugleich konstant das Bild des Mondes in den vorderen Abschnitten seiner Fazettenaugen wahrgenommen und diesen aktuellen, einer ganz andern Sinnessphäre angehörenden Reizkomplex sekundär mit der Richtung seines Fluges assoziiert. Dann könnte dieser sekundär erworbene plastische Richtungsengrammkomplex nach Verschwinden des primär tropischen Reizes offenbar vikariierend an dessen Stelle treten und so die bisherige Orientierung wenigstens noch eine Zeitlang aufrecht erhalten: Die ursprünglich direkte Orientierung ist sekundär zur indirekten geworden. Ähnliche Mechanismen, wie der eben angedeutete, sind bei Ameisen tatsächlich wiederholt nachgewiesen worden. —

Bei den bis jetzt genannten Formen der direkten Orientierung reicht, wie wir sahen, die erbliche Mneme wenigstens zur Erzeugung des Initialphänomens vollkommen aus. Es gibt nun aber selbstverständlich auch eine direkte Orientierung, welche auf Ekphorie individuell erworbener plastischer Engramme beruht. Die Reizkomplexe, welche diese Ekphorie bewirken, treffen im Organismus nicht einen eigens für sie vorgebildeten primären Mechanismus, sondern verdanken ihre sekundär-tropische Kraft lediglich dem Umstande, dass ihre erste Einwirkung seinerzeit von einer direkten sinnlichen Anziehung oder Abstoßung gefolgt war. Es erfolgt dann bei jeder späteren Wiederkehr einer ähnlichen (oder auch nur scheinbar ähnlichen) Situation prompt die nämliche Reaktion, infolge einer „Ähnlichkeitsassoziation“ oder eines „einfachen Analogieschlusses“. Ein Beispiel:

Forel[9]) reichte Bienen Honig auf künstlichen verschiedenfarbigen Blumen aus Papiermaché. Nachdem die Bienen den Vorrat durch Zufall entdeckt hatten, stürzten sie sich gierig auf sämtliche Artefakte und kehrten erst dann wieder zu den natürlichen Blumen zurück, nachdem das letzte Honigtröpflein aufgeleckt war. Nach einiger Zeit legte Forel in die Nähe des Blumenbeetes, auf dem die Bienen weideten, zwei einfache Stücke roten und weißen Papiers, aber ohne diesmal Honig darauf zu tun. Trotzdem stürzten sich alle Bienen sofort wieder auch auf diese neuen Attrappen, untersuchten sie peinlich genau und ließen erst dann wieder von denselben ab, nachdem sie sich überzeugt hatten, dass wirklich kein Honig darauf sei. Bienen, welche jene günstige Erfahrung eines Honigfundes auf Papier früher nie gemacht hätten, wären nie dazu gekommen, irgendwelchen farbigen Papierstückchen auch nur die geringste Aufmerksamkeit zu schenken!

---

b) Die höchste Stufe der lokomotorischen Orientierungsfähigkeit ist in der mittelbaren oder indirekten Orientierung

den aktuellen Reiz, welcher die betreffende Phase realisierte, eliminiert. Ich habe die Erscheinung, in Ermangelung eines schöneren griechischen Wortes, als „Reizsuchung“ bezeichnet. Dieselbe ist also für das Vorhandensein einer mnemischen Erregung charakteristisch. Das Phänomen wurde u. a. auch von Bethe ganz richtig beobachtet, von ihm aber fälschlich als „Suchreflex“ bezeichnet.

9) Forel, A., Das Sinnesleben der Insekten. — Reinhardt, München 1910.

erreicht. Was wir unter einer solchen zu verstehen haben, ist nach allem früher Gesagten ohne weiteres ersichtlich: Im Gegensatze zur direkten Orientierung ist hier das Endziel der Lokomotion nicht mehr sinnlich, als direkter tropischer Reiz gegeben, sondern im „Sensorium" des Tieres lediglich als Engramm vertreten. Die Ekphorie dieses Zielengramms veranlasst zwar die Lokomotion als solche, d. h. sie bildet den inneren Antrieb zu derselben und begleitet sie als mnemische Erregung während ihrer ganzen Dauer, doch sagt es natürlich an sich gar nichts aus über die reelle räumliche Lage des Zieles und somit auch nichts über die zur Erreichung dieses Zieles einzuschlagende Richtung. Die Richtung der Lokomotion, mit anderen Worten die eigentliche Orientierung (bei der Realisation) wird hier vielmehr mittelbar bestimmt, durch sekundäre intermediäre Komplexe, welche mit dem Reizkomplex des Ausgangspunktes einerseits, mit dem des Zieles andererseits assoziativ verknüpft sind und zwar, sofern es mehrere sind, durch kontinuierliche sukzessive Assoziation[10]). Jeder dieser intermediären Reizkomplexe hinterließ bei seiner ersten Einwirkung einen entsprechenden Engrammkomplex und die gesamte Reihe dieser letzteren vom Ausgangspunkt bis zum Ziele bildet somit einen sukzessiv assoziierten Engrammkomplex. Der Vorgang der indirekten Orientierung besteht nun darin, dass jeder dieser intermediären Komplexe bei seiner aktuellen Wiederkehr zunächst das ihm entsprechende Engramm zur Ekphorie bringt. Die bei diesem inneren Vorgang auftretende mnemische Erregung wird als mehr oder minder übereinstimmend mit der betreffenden (sekundären) Originalerregung empfunden; es findet somit eine Deckempfindung (ein „Gleichklang") zwischen beiden statt, die wir mit Semon als identifizierende mnemische Homophonie bezeichnen; oder vulgärpsychologisch als „Wiedererkennung". Zweitens wirkt aber diese mnemische Erregung ihrerseits auch wieder ekphorisch auf das nächstfolgende Engramm der intermediären Reihe und erzeugt den Trieb, den diesem zweiten Engrammkomplex homophonen Reizkomplex mit den Sinnen aufzusuchen: Es kommt zu jener Erscheinung, die wir bereits im vorhergehenden Abschnitt als „Phänomen der Reizsuchung" kennen gelernt haben.

10) Die sukzessive Assoziation einer Reihe aufeinanderfolgender Engrammkomplexe kommt nach Semon bekanntlich dadurch zustande, dass die aufeinanderfolgenden einzelnen Originalerregungen vermittelst ihrer sogen. „akoluten Phasen" (Abklingungsphasen) kontinuierlich ineinander überfließen, derart, dass der Beginn jeder nächstfolgenden Erregung zeitlich noch mit dem Abklingen der vorausgegangenen Erregung zusammenfällt, also mit ihr „akolut-synchron" ist. Zeitlich weiter auseinanderliegende Originalerregungen können sich somit nicht zu einem sukzessiven Engrammkomplex assoziieren.

In dieser Weise wird der gesamte intermediäre Komplex vom Ausgangspunkt bis zum Ziele sukzessive wieder abgewickelt, wobei natürlich dieser mnemische Ablauf in der ursprünglichen Reihenfolge stattfinden muss bei einfacher Wiederholung eines „Hinweges" (Reïteration), dagegen in der umgekehrten Folge, sofern es sich um einen Rückweg handelt (sukzessive Reversion).

Die Rückkehr von einer indirekten Fernreise wäre also demnach im Prinzip stets eine sukzessive Reversion des Hinweges („Loi du contre-pied" von Reynaud[11])). Die theoretische Begründung dieses — vom rein logischen Standpunkt aus eigentlich selbstverständlichen — Mechanismus begegnet aber, namentlich mit Bezug auf die Rückkehr von einer Erstreise, doch gewissen Schwierigkeiten: Nach Semon ist nämlich der mnemische Ablauf sukzessiv assoziierter Engrammkomplexe bekanntlich ein „polar ungleichwertiger", indem sukzessiv erzeugte Engramme weit stärker in der Reihenfolge ihrer Entstehung aufeinander ekphorisch wirken als umgekehrt. So wird z. B. eine in der umgekehrten Tonfolge (nach rückwärts) gesungene Melodie niemals erkannt und ebenso macht eine bekannte optische Sukzession (z. B. die Bewegungsfolge irgendeiner ganz alltäglichen Handlung) einen ganz bizarren Eindruck, wenn sie im Kinematographen nach rückwärts abgewickelt wird. Demnach müsste also auch die Rückkehr von einer einigermaßen ausgedehnten Erstreise zum mindesten eine sehr unsichere, wenn nicht unmögliche Sache sein, da eben die beim Hinweg sukzessiv angetroffenen optischen Komplexe in der umgekehrten Reihenfolge nicht richtig „assoziiert" werden können. Allein in Wirklichkeit wird eine solche Erstreise niemals auf größere Entfernungen ausgedehnt, vielmehr lernen die jungen Tiere die Umgebung ihres Nestes nur ganz allmählich auf sukzessive immer weiter ausgedehnten „Orientierungsreisen" kennen, wobei jede folgende Reise den bei der letzten Reise erreichten Endpunkt zu ihrem Ausgangspunkt nimmt[12]). Der Endpunkt *a* der ersten Reise ist sozusagen noch in Sehweite des Nestes gelegen, er wird daher mit dem Komplex Nest noch akolut-synchron assoziiert und die erste Rückkehr

---

11) Reynaud, Théorie de l'instinct d'orientation, C. R. Acad. Sc. 125, 1897. — L'orientation chez les oiseaux, Bull. Inst. gén. Psychol. I, 1902. — Bonnier (Revue scientif. 1898) und Piéron (Bull. Inst. gén. Psychol. 1904) führten die Erscheinung auf den „Muskelsinn" zurück, d. h. sie stellten sich vor, dass die Tiere beim Rückweg eine minutiöse sukzessive Reversion sämtlicher beim Hinweg evolvierter kinetischer Figuren ausführen.

12) Dieser Modus ist durch Hachet-Souplet (Annales de Psychol. Zool. V, 1902) bei Brieftauben, durch v. Buttel-Reepen (Biol. Centralbl. 1900) bei Bienen, durch Bates (The Naturalist on the River Amazone, London 1873) und C. und E. Peckham (Wisconsin Nat. Hist. 1893) bei anderen fliegenden Hymenopteren, durch Ernst (Arch. f. d. ges. Psychol. 1910 und 1914) und mich (l. c.) bei Ameisen übereinstimmend nachgewiesen worden.

ist nicht eine sukzessive, sondern eine simultane Reversion des akolut-synchronen Engrammkomplexes $a$—$N$. Der nämliche Vorgang wiederholt sich bei der zweiten Reise (von a aus) hinsichtlich des Komplexes b und so fort, bis schließlich eine ausgedehnte, durch zahlreiche Intermediärkomplexe $a$—$x$ vermittelte Fernreise entsteht. Die sukzessiv assoziierten Intermediärkomplexe einer ausgedehnten indirekten Fernreise sind also im wesentlichen nichts anderes als die ursprünglichen Endetappen der früheren Teilreisen und die indirekte Orientierung auf Grund sukzessiv assoziierter Engrammkomplexe kann in der Weise aus der direkten Orientierung abgeleitet werden, dass man sie auffasst als eine etappenweise fortschreitende Serie direkter Orientierungen auf diese Intermediärkomplexe, als die ursprünglichen direkten Ziele[13]). Und die Rückkehr von einer solchen etappenweisen Fernreise ist in Wirklichkeit weniger eine unmittelbare Reversion des gesamten sukzessiven Engrammkomplexes, als eine Reïteration einer zweiten, in der umgekehrten Richtung ablaufenden Sukzession, welche ebenso etappenweise wie die Hinweg-Sukzession und unabhängig von derselben im Laufe der wiederholten Rückwege erworben wurde.

Wir gingen bisher von der stillschweigenden Voraussetzung aus, dass die indirekte Fernorientierung stets durch mehrere oder zahlreiche verschiedene Intermediärkomplexe vermittelt werde. Das trifft aber in Wirklichkeit nur in einer sehr beschränkten Zahl von Fällen zu, für welche ich allein den Namen des echten, assoziativen Ortsgedächtnisses reservieren möchte. Unter einem echten Ortsgedächtnis wäre also — um eine exakte Definition desselben zu geben — nur diejenige höchste Stufe der indirekten Orientierungsfähigkeit zu verstehen, welche auf dem Vorhandensein einer Sukzession zahlreicher qualitativ verschiedener („differenzierter") Ortsengramme beruht. Der Typus eines solchen Ortsgedächtnisses ist die Orientierung des Menschen in den Straßen einer bekannten Stadt, nach den zu beiden Seiten sukzessive angetroffenen optischen Engrammen der verschiedenen Gebäudekomplexe, verbunden mit den kinästhetischen Engrammkomplexen eines Abzweigens bald nach links, bald nach rechts, u. s. w. Es ist klar (und damit haben wir eine letzte Eigentümlichkeit dieser differenzierten indirekten Orientierung erwähnt), dass bei einem solchen Orientierungsmodus die relative Richtung der Orientierung (relativ zum Aus-

13) Nur mit Hilfe dieser Annahme ist es auch zu erklären, wie diese scheinbar ganz zufällig gewählten Intermediärkomplexe, die ja an sich gar nichts mit dem Endziel der Reise zu tun haben, überhaupt dazu kommen, als „Anhaltspunkte" (zur Agnostizierung des Weges bis zu diesem Ziele) zu dienen.

gangspunkt oder zum Ziele) unter allen Umständen unmittelbar eindeutig bestimmt wird durch die zeitliche Folge der verschiedenen Engrammkomplexe, d. h. durch ihre Ablaufsrichtung. —

In zahlreichen einfacheren Fällen genügt aber schon ein einziges intermediäres Richtungszeichen, um die indirekte Orientierung zu ermöglichen, nämlich dann, wenn dieses Richtungszeichen die gesamte Strecke vom Ausgangspunkt bis zum Ziele als stabiler Komplex begleitet. Das ist z. B. der Fall bei einer Ameisenstraße, die von dem am Fuße einer Mauer gelegenen Nest *N* dieser Mauer entlang zu einem Blattlausstrauche *Bl* führt (Fig. 1).

Fig. 1.

Es ist klar, dass ein so beschaffener gleichförmiger Komplex nur in globo, in einer zeitlichen Phase engraphiert wird; er hinterlässt einen einphasigen (globalen) Engrammkomplex, zum Unterschied von den mehrphasigen (differenzierten) Komplexen, auf denen das echte, sukzessiv assoziierte Ortsgedächtnis beruht.

In dem soeben angeführten Beispiel wird die globale Orientierung durch die Mauer gleichsam kanalisiert; wir können deshalb diese Form füglich als kanalisierte Orientierung bezeichnen. In diese Kategorie gehören offenbar alle Fälle, bei denen sich die Orientierung auf räumlich vorgezeichneter Bahn bewegt, sei es, dass wirkliche gebahnte Straßen oder räumliche Wegmarken aller Art: Fußspuren, Geruchsfährten, bestimmte topographische Linien, wie Mauern, Flussufer o. dgl. als orientierendes Merkmal benutzt werden. Das Gemeinsame aller dieser Fälle liegt darin, dass hier der orientierende globale Reizkomplex in unmittelbarer Nähe der rezipierenden Sinnesflächen (Augen, Geruchs- und Tastorgane) gelegen ist, so dass schon eine geringe seitliche Abweichung das Tier außerhalb des Wirkungsbereiches der betreffenden Reizquelle bringt und es daher notwendigerweise vollständig desorientieren muss.

Ganz anders verhält sich die Sache in denjenigen Fällen, wo die Quelle des globalen Orientierungsreizes sich in relativ unendlicher Entfernung von den aufnehmenden Sinnesflächen befindet. Typische Beispiele hierfür sind die Orientierung nach den magnetischen Polen (d. h. nach dem Kompass) und nach einer entfernten Lichtquelle, z. B. nach der Sonne. Die relativ unendliche Entfernung dieser Reizquellen bedingt einerseits eine Ubiquität der von ihnen ausgehenden Reizwellen und anderseits, dass diese letzteren innerhalb sehr weiter (praktisch unendlich weiter) Grenzen

in allen von ihnen getroffenen Punkten parallel einfallen. Infolgedessen wird hier selbst eine sehr bedeutende seitliche Abweichung (z. B. experimentell vermittelst seitlichen Transportes des Tieres) an der absoluten Richtung der Orientierung offenbar gar nichts ändern: Das Tier (oder, bei der Kompassorientierung: das Schiff) wird seinen bisherigen Kurs beibehalten; es wird mit anderen Worten eine Scheinorientierung oder virtuelle Orientierung (Santschi)[14]) ausführen, deren absolute Richtung der früher eingehaltenen genau parallel sein wird und die daher wohl sehr exakt ist hinsichtlich der räumlichen Lage der benutzten intermediären Orientierungsquelle, nicht aber mit Bezug auf das erstrebte reelle Ziel. Daraus folgt, dass eine solche „freie" Orientierung (im Gegensatz zur eben besprochenen kanalisierten Orientierung) nur so lange eine reelle sein wird (mit Bezug auf ein bestimmtes Ziel in der Außenwelt), als die räumlich-kinetische Kontinuität der Reise streng gewahrt bleibt. —

Noch auf eine letzte wichtige Erscheinung möchte ich hier aufmerksam machen. Wir haben gesehen, dass bei der indirekten Orientierung auf Grund mehrphasiger (differenzierter) Komplexe die relative Richtung eindeutig aus der zeitlichen Reihenfolge der verschiedenen Intermediärkomplexe hervorgeht. Bei der einphasigen, globalen Orientierung kann dies natürlich schon deshalb nicht der Fall sein, weil hier ja entweder nur ein einziger globaler Komplex vorhanden ist, oder, falls eine Sukzession besteht (wie z. B. bei einer kontinuierlichen Fußspur), die sich folgenden Einzelkomplexe vollkommen gleichförmig beschaffen sind. Wenn nun trotzdem auch hier die relative Richtung der Fortbewegung in den meisten Fällen unmittelbar eindeutig bestimmt erscheint (man denke wieder an das Beispiel der Fußspurfährte!), so kann dies nur auf der räumlichen Anordnung der betreffenden Komplexe beruhen, oder, physiologisch ausgedrückt: auf der Art ihrer sinnlichen Lokalisation. Und in der Tat finden wir in allen Fällen, wo ein globaler Komplex eine eindeutige relative Richtungsangabe vermittelt, dass die betreffenden Reize asymmetrisch auf scharf umschriebenen Sinnesflächen lokalisiert sind und daher bei der Rückkehr eine sinnliche Reversion auf die korrespondierenden, bezw. diametral symmetrischen Sinnesflächen der anderen Seite erfahren. Überall dort dagegen, wo dies nicht der Fall ist — so vor allem bei diffuser oder bilateral-symmetrischer Lokalisation — erscheint die globale Orientierung mit Bezug auf ihre relative Richtung im Prinzip zweideutig determiniert (Gesetz der sinnlichen Reversion). So

14) Santschi, F., Comment s'orientent les Fourmis. — Revue Suisse de Zoologie 21, 1913.

sind in unserem ersten Beispiel von der eine Mauer flankierenden Ameisenstraße (Fig. 1 S. 202) die beiden Richtungen dieser Straße — nach den Blattläusen, nach dem Nest — an jedem Punkte eindeutig bestimmt infolge der asymmetrischen Lokalisation des einphasigen Orientierungskomplexes der Mauer. Alle vom Nest nach den Blattläusen wandernden Ameisen fühlen nämlich diese Mauer mit dem rechten Fühler und sehen sie mit dem rechten Fazettenauge; bei der Rückkehr dagegen nehmen sie den Komplex mit den entsprechenden Sinnesflächen der anderen Körperseite wahr. Falls sie nun diese konstanten asymmetrischen Lokalisationen mit den entsprechenden Zielengrammen assoziieren, so werden sie offenbar jederzeit wissen, in welcher der beiden Richtungen das Nest, in welcher der Blattlausstrauch liegt. Nun nehmen Sie aber an, die Ameisenstraße verlaufe wie ein Hohlweg zwischen zwei ganz gleichen Mauern. Dann empfangen die links- und rechtsseitigen Sinnesorgane genau identische und symmetrische Eindrücke, welche eine sinnliche Reversion im obigen Sinne nicht zulassen. Würde man also eine Ameise von einer solchen Straße abfangen und nach einiger Zeit wieder zurückversetzen, so wäre sie zweifellos unfähig, auf Grund dieser symmetrischen globalen Komplexe zu entscheiden, in welcher Richtung das Nest und in welcher der Blattlausstrauch liegt und wäre somit genötigt, irgendeine der beiden Strecken aufs Geratewohl zu verfolgen, um erst am Ende des Komplexes zu erkennen, ob sie zufällig richtig oder falsch gegangen ist. — Genau das gleiche Prinzip gilt mutatis mutandis auch für alle übrigen einphasigen Orientierungskomplexe, kanalisierende wie freie: Eine Orientierung nach dem Kompass, nach einer entfernten Lichtquelle wird hinsichtlich ihrer relativen Richtungen immer eindeutig bestimmt sein; wären dagegen zwei genau symmetrisch lokalisierte Lichtquellen vorhanden oder würden auf dem Kompass die Bezeichnungen für die Himmelsgegenden $N$—$S$ fehlen, so wäre die Orientierung lediglich hinsichtlich ihrer absoluten Richtungsachse bestimmt. Eine Fußspur oder eine Wegmarkierung durch rote Pfeile stellt einen Orientierungskomplex dar, dessen einzelne Richtungszeichen sinnlich polarisiert sind; würde die Wegmarkierung einfach aus gleichartigen roten Strichen, statt Pfeilen bestehen, so wäre sie hinsichtlich der relativen Richtungsanzeige offenbar wertlos. Ebenso könnte eine vollkommen homogene Geruchsspur, deren kleinste chemische Teilchen auf jeder Teilstrecke qualitativ und quantitativ gleichartig wären[15]), niemals eine relative Richtungsanzeige vermitteln. —

Zum Schluss noch einige allgemeine Bemerkungen über den

15) Wir werden später sehen, dass dies bei den Geruchsfährten der Ameisen nur für gewisse Fälle zutrifft.

mnemischen Mechanismus und die biologische Bedeutung der indirekten Orientierung.

Was zunächst die Natur des Engrammschatzes anbetrifft, auf dem sich die indirekte Orientierung aufbaut, so dürfte klar sein, dass derselbe im wesentlichen der im individuellen Leben erworbenen (plastisch-assoziativen) Mneme angehören muss. Für die mehrphasige Orientierung (differenziertes Ortsgedächtnis) ist dies eigentlich selbstverständlich, indem der Standort des Nestes, in dem die verschiedenen Generationen zur Welt kommen, doch innerhalb weniger Jahre oder Jahrzehnte fortwährendem Wechsel unterworfen ist. Aber auch von den einphasigen Intermediärkomplexen muss für gewöhnlich von jedem Individuum — oft sogar für jede einzelne Reise[16]) — ein mit Bezug auf seine jeweilige sinnliche Lokalisation besonderes Engramm erworben werden. — wennschon natürlich die Disposition, sich vorzugsweise nach diesen oder jenen globalen Intermediärkomplexen (z. B. nach der Sonne) zu orientieren, als solche eine hereditär fixierte sein kann. Das letztere gilt auch für die Ekphorie des „Zielengramms": Es wäre z. B. denkbar, dass sowohl das Zielengramm „Nest" als dasjenige gewisser Nahrungsquellen, wie Blattläuse, bei Wiederkehr bestimmter Situationen primär-instinktiv zur Ekphorie gelangen würde.

Die biologische Bedeutung der indirekten Orientierungsfähigkeit liegt auf der Hand: Bei Tieren, die ohne festen Wohnsitz frei herumschweifen, reicht die direkte Orientierung natürlich zur Bestreitung aller Lebensbedürfnisse vollkommen aus. Anders bei den nestbauenden, und ganz besonders bei den sozialen Tieren; da wird die indirekte Orientierungsfähigkeit, infolge der Notwendigkeit, von allen Streifzügen immer wieder zu einem bestimmten Wohnsitz zurückzukehren, zur notwendigen Existenzbedingung. Sie ist denn auch hier, wenn auch vielfach erst in ihren primitiveren Formen, wohl überall ohne Ausnahme nachweisbar.

Natürlich erfordert die Leistung einer indirekten Orientierung auf Grund individuell erworbener Engrammassoziationen weit mehr Hirnsubstanz, oder — physiologisch ausgedrückt — das Vorhandensein von weit komplizierteren Erregungsbögen, als die Abwicklung einer auf festgefügten hereditären Mechanismen beruhenden direkten Orientierung, wie ja überhaupt selbst die kompliziertesten Instinkte mit einem viel geringeren Aufwand von Neuronkomplexen arbeiten, als verhältnismäßig einfache plastische Leistungen. Doch darf auf der andern Seite die bei der indirekten Fernorientierung jeweilen aktuell geleistete Nervenarbeit auch nicht überschätzt werden; —

16) So z. B. bei der Orientierung nach der Sonne.

kann doch selbst eine so ungeheuer komplizierte Sukzession assoziierter optischer, kinetischer und akustischer Engrammkomplexe, wie der tägliche Gang ins Geschäft, in einer Großstadt, nach häufiger Wiederholung fast unbewusst sich abwickeln! Diese sekundäre Automatisierung ursprünglich hochbewusster plastischer Engrammkomplexe ist eine der interessantesten Erscheinungen auf dem Gebiete der Biologie der Mneme; sie beruht in erster Linie auf dem Gesetz der Ekphorie, nach welchem schon die partielle Wiederkehr eines kleinen Bruchteils desjenigen Erregungskomplexes, welcher vormals engraphisch gewirkt hatte, genügt, um den gesamten sukzessiv assoziierten Engrammkomplex zu reaktivieren, indem die sukzessive Ekphorie gleichsam „wie im Lauffeuer", autonom sich von einem Engramm aufs andere ausbreitet.

---

Damit sind wir am Ende unserer theoretischen Betrachtungen angelangt. Wenn dieselben vielleicht auch vielfach äußerlich einen etwas abstrakt-philosophischen Charakter hatten, so sind sie doch nichts weniger als sterile Spekulationen: Ich hoffe vielmehr, Sie im zweiten, experimentellen Teil meines Vortrages hinlänglich davon überzeugen zu können, dass alle die soeben erörterten psychobiologischen Mechanismen auch in der Natur mit eben der strengen Gesetzmäßigkeit sich abspielen, wie wir sie hier zunächst rein theoretisch-logisch abgeleitet haben und dass die stete Vergegenwärtigung dieser Gesetzmäßigkeiten auch für die fruchtbare experimentelle Analyse der oft sehr verwickelten Einzelfälle von eminenter praktischer Bedeutung ist. Dabei ist aber allerdings nie zu vergessen, dass die Natur auch hier meist mit mannigfachen Mitteln arbeitet, indem bei der Fernorientierung nicht allein der höheren Tiere, sondern auch der Ameisen, viele jener, aus Gründen der Einfachheit für sich analysierten Mechanismen ständig in den mannigfachsten Kombinationen bald simultan, bald sukzessiv assoziiert zusammenwirken.

**Biologische Einteilung der Orientierungsphänomene.**

**I. Propriozeptive (absolute) Orientierung.**

1. **Statisch-propriozeptive Orientierung.**
   a) Plasmostatische O. (axotropische Wachstumseinstellungen).
   b) Neurostatische O. (statotonische Reflexapparate).
2. **Dynamisch-propriozeptive (kinästhetische) Orientierung.**
   a) Passive Kinästhesie.
      $\alpha$) Passive Lageveränderungen der Körperachse: Vestibularsinn.
      $\beta$) Passive Lageveränderungen einzelner Glieder: Passiver Lagesinn, insbesondere: Myostatischer Sinn.

b) Aktive Kinästhesie: Myodynamischer Sinn, Schwere- und Kraftsinn (Barästhesie), Ermüdungssinn (sogen. Strecken- oder Podometersinn).

**II. Exterozeptive (relationelle) Orientierung.**

**1. Orientierungsbewegungen einzelner Gliedmafsen.**

a) Exterozeptive Orientierungsreflexe.

b) Spontane Zielbewegungen.

**2. Orientierte Lokomotion (Fernorientierung).**

a) Unmittelbare (direkte) Fernorientierung.

*α*) Auf Grund hereditär-mnemischer Automatismen (Tropismen, Reflex- und Instinktautomatismen).

*β*) Auf Grund individuell erworbener (plastischer) Engrammkomplexe.

b) Mittelbare (indirekte) Fernorientierung.

*α*) Vermittelst einphasiger (globaler) Intermediärkomplexe (sinnlich reversible — irreversible),
kanalisierte Orientierung,
freie Orientierung.

*β*) Vermittelst mehrphasiger (differenzierter) Intermediärkomplexe (echtes Ortsgedächtnis). (Schluss folgt.)

## E. Wasmann. Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen.

Zweite, bedeutend vermehrte Auflage. — I. Band. Mit 7 Tafeln und 16 Figuren im Texte. — Aschendorff'sche Verlagsbuchhandlung, Münster (Westf.), 1915.

Das neue Buch Wasmann's, dessen I. Band mir vorliegt, ist zum großen Teil eine zweite, erweiterte Auflage verschiedener Abhandlungen des hochverdienten und unermüdlichen Forschers des Lebens der Ameisen und ihrer Gäste. Er hat, wie er selbst in dem Vorwort schreibt, dieselben nicht zu einem neuen Buch etwa nach Art von Wheeler's Werk „Ants" umarbeiten, sondern in ihrer historischen Reihenfolge unter einem neuen Titel zusammenfassen wollen.

„Der Plan des vorliegenden Werkes ist somit folgender: Wegen seines 800 Druckseiten übersteigenden Umfangs musste es in zwei Bände geteilt werden. Der vorliegende I. Band enthält den I. und II. Teil, der im nächsten Jahre folgende II. Band wird den III. und IV. Teil enthalten."

„Der I. Teil ist die Neuauflage der ‚Zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien' von 1891. Auf besonderen Wunsch mehrerer Fachkollegen wurden, um das Nachschlagen und Zitieren zu erleichtern, die Seitenzahlen der ersten Auflage beibehalten. Die neuen Zusätze sind auf die allernotwendigsten Ergän-

zungen beschränkt, die in eckigen Klammern teils im Texte, teils in den Anmerkungen beigefügt sind."

„Der II. Teil ist die zweite Auflage meiner 1901—1902 in der ‚Allgemeinen Zeitschrift für Entomologie' erschienenen Abhandlungsserie ‚Neues über die zusammengesetzten Nester und die gemischten Kolonien der Ameisen'. Dieser Teil ist inhaltlich um mehr als die Hälfte des früheren Umfangs durch neue seitherige Beobachtungen vermehrt und hat fünf neue photographische Tafeln erhalten."

„Der III. Teil (im II. Bande) enthält meine gesammelten Beiträge zur Stammesgeschichte der sozialen Symbiose, die von 1905—1915 im ‚Biologischen Centralblatt' und anderen Fachzeitschriften erschienen. Auch dieser Teil ist inhaltlich stark vermehrt und mit kritischen Bemerkungen über den Fortschritt unserer Anschauungen versehen. Er wird ferner ebenfalls eine Reihe neuer photographischer Tafeln erhalten."

„Der IV. Teil (im II. Bande) wird ganz neu sein. Er soll eine zusammenfassende Übersicht des gegenwärtigen Standes unserer Tatsachenkenntnis über die soziale Symbiose bei den Ameisen, sowie eine kritische Zusammenfassung der stammesgeschichtlichen Hypothesen auf diesem Gebiete enthalten. Ein ausführliches Literaturverzeichnis wird den Schluss dieses Teiles bilden."

Die einzelnen Serien von Abhandlungen, welche die ersten drei Teile bilden, führen den Leser durch des Verfassers Darstellungen der eigenen oder fremden Beobachtungen, theoretischen Zusammenfassungen und Hypothesen und veranschaulichen, wie er das höchst umfangreiche und mannigfache Material behandelt, eigenartige Anschauungen entwickelt und Polemik gegen abweichende Ansichten geführt hat.

Zwischen der Veröffentlichungszeit des I. und des II. Teils besteht ein Raum von etwa 10 Jahren. Unterdessen hat die Entdeckung des temporären Parasitismus einer Reihe von Ameisen bei der Gründung ihrer Gesellschaften stattgefunden, welche viele Fälle von gemischten Gesellschaften in einem ganz neuen Licht erscheinen lassen. Der III. Teil wird hauptsächlich veranlasst durch die theoretischen Folgen obiger Tatsache und durch die neue Debatte über die Entstehung der Sklaverei und des Parasitismus bei den Ameisen.

Nach den Zusätzen zu urteilen, welche Verfasser zur neuen Auflage eingeschaltet hat und die fast ausschließlich tatsächlichen Inhalts sind oder Detailansichten betreffen, darf man schließen, dass er seine damaligen allgemeinen und speziellen Anschauungen nicht wesentlich geändert hat.

Ref. ist in mehreren fundamentalen Anschauungen bekanntlich mit dem Verf. durchaus nicht einverstanden; aber eine Polemik hier anzuknüpfen, wäre nicht am Platze. C. Emery.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Nürnberg, Roonstr. 13, einsenden zu wollen.**

Bd. XXXV. 20. Mai 1915. № 5.

Inhalt: **Goebel**, Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln? — **Brun**, Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen. — **Emery**, Können weisellose Ameisenvölker die fehlende Mutter aus eigenen Mitteln ersetzen? — **Nöller**, Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen. — **Lindau**, Kryptogamenflora für Anfänger.

## Induzierte oder autonome Dorsiventralität bei Orchideenluftwurzeln?

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Von K. Goebel.

Die Luftwurzeln mancher Orchideen weisen sehr eigenartige und für allgemein morphologische Fragen wichtige Gestaltungsverhältnisse auf.

Wir sehen dabei ganz ab von der aus toten Zellen bestehenden Wurzelhülle, dem oft besprochenen „Velamen", ferner der Tatsache, dass diese Wurzeln, soweit sie dem Lichte ausgesetzt sind, wohl alle Chlorophyll bilden (was bei gewöhnlichen Erdwurzeln nur ausnahmsweise, z. B. bei *Menyanthes trifoliata* der Fall ist) und berücksichtigen ausschließlich die Symmetrieverhältnisse. Während die Erdwurzeln mit einigen Ausnahmen[1]) radiär sind, finden sich unter den Orchideenluftwurzeln, wie zuerst Janczewski[2]) nach-

1) Z. B. *Isoëtes* (vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen I, 2. Auflage (1913), p. 307.

2) Ed. de Janczewski, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. des scienc. nat. Bot. 7ème série, t. 2 (1885).

wies, solche, die auffallende Dorsiventralität zeigen. Diese äußert sich in der Gestalt und im anatomischen Bau. Die dorsiventralen Wurzeln pflegen nicht rund, sondern mindestens auf einer Seite abgeflacht zu sein, was bei manchen so weit geht, dass sie mit Blättern verwechselt wurden[3]).

Im anatomischen Bau ist die Lichtseite der Wurzeln ausgezeichnet vor allem dadurch, dass die Zellen hier stärkere Wandverdickung zeigen und dass die Wurzelhülle auf dieser Seite der einen ihrer Funktionen, der der Wasseraufsaugung ganz oder fast ganz entzogen ist — andere Verschiedenheiten werden sich aus dem Folgenden ergeben.

Nun fand Janczewski, dass bei zwei dorsiventralen Orchideenluftwurzeln (denen von *Epidendrum nocturnum* und *Sarcanthus rostratus*[4])) die dorsiventrale Ausbildung durch das Licht bedingt ist, also verschwindet, wenn man die Wurzeln im Dunkeln sich weiter entwickeln lässt. Bei andern aber gelang dieser Nachweis nicht, die Wurzeln behielten auch an den im Finstern neu zugewachsenen Teilen ihre dorsiventrale Struktur bei.

Da nun zweifellos alle diese Wurzeln ursprünglich radiär waren und die dorsiventrale Ausbildung erst in Verbindung mit der epiphytischen Lebensweise angenommen haben, so schienen hier zwei Fälle vorzuliegen: Der einer „induzierten" Dorsiventralität bei *Epidendrum nocturnum*, *Sarc. rostratus* und *Sarc. Parishii*, der einer „autonomen" bei *Aeranthus fasciola*, *Phalaenopsis* und *Taeniophyllum*.

Nichts lag näher, als anzunehmen, dass hier vielleicht ein Beispiel für die „Vererbung erworbener Eigenschaften" vorliege, indem ein ursprünglich induziertes Gestaltungsverhältnis später autonom geworden sei. In dieser Richtung ist auf das Verhalten der Orchideenluftwurzeln hingewiesen worden vom Verf.[5]) und von Francis Darwin[6]). Die nähere Untersuchung von zwei der obengenannten Orchideen zeigte indes, dass eine solche Annahme nicht haltbar ist, dass vielmehr auch hier induzierte Dorsiventralität vorliegt.

Das mag im folgenden näher erläutert werden.

### 1. *Phalaenopsis.*

Die einzelnen Arten dieser Gattung verhalten sich bezüglich der Gestaltung ihrer am Lichte wachsenden Wurzeln verschieden[7]).

3) Auf eine andere Ausbildung der Dorsiventralität, welche sich dadurch äußert dass die dem Substrat anliegende Wurzelseite abgeflacht und schwächer entwickelt ist, soll hier nicht eingegangen werden (vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, p. 195, Fig. 87 B).

4) Ebenso verhält sich *Sarcanthus Parishii* (vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, p. 351).

5) Goebel, Organographie, 1. Aufl., II, 285.

6) Fr. Darwin, Presidents address, British Assoc. for the advanc. of science. Dublin 1908.

7) Vgl. Goebel, Organographie, 1. Aufl., p. 485, Fig. 36.

Bei *Ph. Esmeralda* sind die Wurzeln radiär, bei *Ph. Lüddemanniana* deutlich, bei *Ph. Schilleriana* und *Ph. amabilis* sehr bedeutend abgeflacht; das chlorophyllhaltige Rindengewebe ist flügelartig auf beiden Flanken der Wurzel in die Breite entwickelt.

Licht- und Schattenseite sind verschieden: 1. Im Bau des Velamens. 2. In dem der unter dem Velamen liegenden Zellschicht, der „Exodermis" (Abbildungen bei Janczewski a. a. O. und Goebel, Organogr., 1. Aufl., p. 485). Auf anatomische Einzelheiten braucht hier nicht eingegangen zu werden. Es sei nur erwähnt, dass das „Velamen" auf der Schattenseite aus zwei Schichten dünnwandiger, Wasser aufsaugender Zellen besteht und dass dort allein die „Durchlüftungsstreifen" vorkommen, welche durch ihren Luftgehalt hervortreten, wenn die übrigen Zellen mit Wasser gefüllt sind. An der Oberseite ist die innere Zellschicht des Velamens stark verdickt, Wasseraufsaugung kommt hier nicht mehr in Betracht.

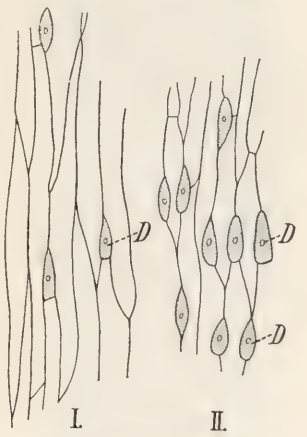


Fig. 1. *Phalaenopsis Schilleriana*. Flächenschnitt der Exodermis. *I* der Ober-, *II* der Unterseite bei gleich starker Vergrößerung. *D* Durchlasszellen.

Die Exodermiszellen der Oberseite sind gleichfalls mit ungemein stark verdickten Außenwänden versehen. Außerdem sind sie länger als die Exodermiszellen der Unterseite (vgl. Fig. 1 *I* und *II*) und es sind zwischen ihnen viel weniger „Durchlasszellen" vorhanden.

So bezeichnet man bekanntlich kurze, protoplasmahaltige Zellen, welche zwischen die toten Exodermiszellen eingestreut sind. Man nimmt von ihnen wohl mit Recht an, dass sie den Übertritt von Wasser und darin gelösten Nährstoffen aus dem Velamen in die Zellen der Wurzelwände vermitteln[8]).

Die Bedeutung der Dorsiventralität in teleologischer Beziehung ist klar: Die Lichtseite ist gegen Transpiration geschützt, die Schattenseite besorgt die Wasseraufnahme, dementsprechend sind hier auch die Durchlüftungsstreifen und zahlreiche Durchlasszellen.

Ausgehend von der Beobachtung, dass bei *Phal. amabilis* außer den dorsiventralen Lichtwurzeln auch radiäre Wurzeln im Substrat vorkommen, vermutete Janczewski, dass die Dorsiventralität der *Phalaenopsis*-Wurzeln eine induzierte sei.

Auf Grund der Beobachtung, dass ein in einer verfinsterten Glasröhre neu zugewachsenes, mehrere Zentimeter langes Stück

8) Sie zeigten bei *Dendrobium nobile* einen wesentlich höheren osmotischen Druck als die Rindenzellen (25 : 10 Atmosph.).

einer *Phalaenopsis*-Wurzel noch ebenso abgeflacht war wie am Lichte und (abgesehen von durch die feuchte Umgebung bedingten Verschiedenheiten gegenüber der Lichtwurzel) noch einen dorsiventralen Bau aufwies, glaubte ich früher, dass bei *Ph. Schilleriana* die Abflachung der Wurzel nicht durch das Licht bedingt sei.

Das war indes ein durch zu kurze Dauer des Versuchs bedingter Irrtum. Später ergab sich folgendes[9]): „Eine in eine verdunkelte Glasröhre eingeführte Wurzel hatte in $3^1/_2$ Monaten in dieser ein neues Stück von 14 cm Länge gebildet. 6 cm lang war die Abflachung noch deutlich erkennbar, dann verlor sie sich, die Wurzel wurde fast zylindrisch. Auch die Verteilung der Durchlüftungsstreifen auf die Unterseite verlor sich." Es war die Wurzel also bei Lichtabschluss radiär geworden, bezw. radiär geblieben. Nur war eine länger dauernde „Nachwirkung" zu überwinden, ehe die Dorsiventralität verschwand. Hinzugefügt sei, dass auch eine Umkehrung der Dorsiventralität leicht gelingt.

Am 15. Februar wurde eine Wurzel von *Phal. Schilleriana* um 180° gedreht auf einem feucht gehaltenen Holzstück befestigt.

Am 9. April ergab die Untersuchung, dass die Wurzel in der alten Farbe (welche der Unterseite, die jetzt nach oben gekehrt war, eigentümlich ist) 3,5 cm lang weiter gewachsen war.

Auch hier also wirkte die Induktion längere Zeit nach. Daran schloss sich ein mit dunkler Farbe (beruhend auf Anthocyanbildung in den oberen Schichten) versehenes Stück von 2 cm Länge. An diesem war die frühere Unterseite anatomisch als Oberseite ausgebildet. Das ergab sich vor allem aus Gestalt und Verdickung der zweiten Velamenschicht, welche sich der für die Oberseite eigentümlichen Ausbildung näherte. Dagegen waren die Exodermiszellen auf der neuen Oberseite noch dünnwandig, ohne Zweifel aber würde bei weiterem Fortwachsen auch hier die für die Oberseite charakteristische starke Wandverdickung eingetreten sein.

Auf der jetzigen Unterseite dagegen hatte das Velamen den Bau der Schattenseite angenommen.

Andere Wurzeln zeigten, dass man auch eine der Flanken zur Ausbildung als Oberseite oder Unterseite veranlassen kann.

Die Wurzeln werden also, was die Lage der Licht- und Schattenseite anbetrifft, nicht dauernd induziert, sie bleiben ohne einseitige Beleuchtung radiär und können eine beliebige Seite als Licht- oder Schattenseite ausbilden. Ob es möglich ist, durch gleichstarke Beleuchtung von zwei entgegengesetzten Seiten hier etwa zwei Lichtseiten auszubilden, wurde nicht untersucht.

9) Goebel, Organogr., 2. Aufl. (1913), p. 310.

## 2. *Taeniophyllum.*

*Taeniophyllum* ist eine höchst interessante, auf Baumstämmen als Epiphyt wachsende Orchidee.

In der Umgebung von Buitenzorg ist *Taeniophyllum Zollingeri* häufig namentlich auf Palmstämmen, sie ist dort vom Verf.[10]) und Wiesner[11]) untersucht worden.

Merkwürdig ist die Pflanze dadurch, dass die Blätter zu kleinen Schuppen verkümmert sind, welche nur noch für den Schutz der Stammknospe, nicht mehr aber für die Kohlenstoffassimilation in Betracht kommen. Diese wird ausschließlich von den Wurzeln besorgt, deren Chlorophyllgehalt und starke Abflachung bedingten, dass Blume, welcher die Gattung aufstellte, die Wurzeln für Blätter hielt (vgl. das Habitusbild Fig. 2).

Es gibt im malaischen Florengebiet eine Anzahl von Arten, die sich insofern nicht ganz gleich verhalten, als bei den einen, z. B. *T. Zollingeri* und *T. philippinense* (Fig. 2), die Wurzeln dem Substrat — Baumrinden — fest angedrückt sind, bei den andern, namentlich Gebirgsbewohnern, dagegen frei herabhängen. Selbstverständlich wirken äußere Faktoren dabei mit: *T. philippinense*, das ich (durch die Güte des Herrn A. Loher in Manila) nur mit anliegenden Wurzeln erhalten hatte, bildete nach einiger Zeit in einem feuchten Gewächshaus auch von dem Stück Holz, auf dem die Pflanze wuchs, abstehende Wurzeln.

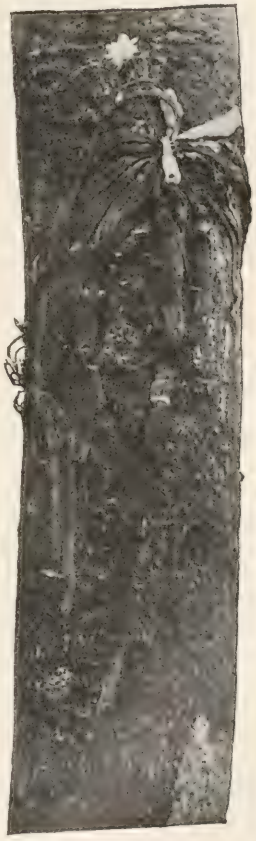


Fig. 2. *Taeniophyllum philippinense.* Blühende Pflanze in nat. Größe auf einem Aste.

Im Gegensatz zu den europäischen Orchideen gehört *Taeniophyllum* zu den Angehörigen dieser großen Familie, bei denen man Keimpflanzen häufig antrifft. Die Vermehrung durch Samen ist hier die einzige, Einrichtungen zu ungeschlechtlicher Vermehrung, wie sie z. B. unsere erdbewohnenden Orchideen durch ihre Knollen u. s. w. besitzen, fehlen hier vollständig.

---

10) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I (Marburg 1889), p. 193.

11) Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg, VI. Zur Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri*. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Math. Phys. Klasse Bd. CVI, 1897.

Schon die Keimung ist sehr merkwürdig [12]), und zwar einerseits durch die Gestaltung des Hypokotyls, dann durch seine Haftorgane und endlich durch das Verhalten des Kotyledons.

Da der Keimling zunächst ganz wurzellos ist, muss das Hypokotyl die Anheftung an einer Baumrinde besorgen.

Demgemäß ist es dorsiventral entwickelt, während es bei aufrecht keimenden Orchideen radiär ist.

Die dem Substrat anliegende Seite ist als „Sohle" ausgebildet, die dem Lichte zugekehrte annähernd messerklingenförmig (vgl. Fig. 3). Das Gewebe ist also zum Lichte in „Profilstellung" [13]). Es ist klar, dass es für einen wurzellosen, einer Palmenrinde angeklebten Keimling, der zur Wasseraufnahme auf die „Wurzelhaare" seiner Sohle angewiesen ist, von Vorteil sein wird, dass er nicht allzuviel transpiriert und doch seine Assimilationsfläche nicht zu klein ausfällt. Das wird durch deren Profilausbildung erreicht. Dass die Dorsiventralität des Hypokotyls mit den Lebensverhältnissen zusammenhängt, ist also klar. Wie weit diese vom Lichte abhängig ist, bleibt zu untersuchen. Eine Beeinflussung erscheint mir wahrscheinlich, wenn auch vielleicht die dorsiventrale Ausbildung selbst nicht davon abhängt. Es wäre sehr interessant, die Keimlinge bei Lichtabschluss mit Zuckerernährung zu erziehen — falls dies möglich ist. Es könnte ja schon die Keimung vom Lichte abhängen.

Fig. 3. *Taeniophyllum Zollingeri*. Querschnitt durch ein Hypokotyl. Die verpilzte Zone punktiert.

Jedenfalls gewinnt im Freien der Keimling die Baumaterialien, welche zu dem länger dauernden Heranwachsen des Hypokotyls notwendig sind durch eigene Assimilation. Wie weit daran der Pilz, der in der dem Substrat zugekehrten Seite des Hypokotyls sich einfindet, beteiligt ist, ist noch nicht untersucht.

Der Kotyledon ist als ein leitbündelloses Anhängsel am Ende des Hypokotyls wahrnehmbar.

Die Spaltöffnungen, welche am Hypokotyl und Kotyledon vorhanden sind, sind die einzigen, die für die Kohlensäureaufnahme in Betracht kommen. Bei den Schuppenblättern der Stammknospe sind sie äußerst spärlich, und da diese so gut wie kein Chlorophyll haben, für die Kohlenstoffassimilation gleichgültig. Die Hochblätter an der Infloreszenz javanischer Taeniophyllen haben etwas mehr Spaltöffnungen [14]).

*Taeniophyllum* ist also eines der jedenfalls seltenen Beispiele, dass eine nicht untergetaucht lebende Samenpflanze, abgesehen vom

12) Vgl. Goebel, Pflanzenb. Schilder., Fig. 88.

13) Der Querschnitt erinnert an den einer *Riella*-Pflanze.

14) Ob sie funktionsfähig sind, ist aber fraglich.

ersten Keimungsstadium und der Infloreszenz, keine besonderen Eintrittsstellen für Kohlensäure hat. Die Kohlensäureaufnahme (teils mit Wasser, teils direkt durch die Zellmembranen[15]) wird demgemäß auch eine langsame sein — schon dadurch ist das langsame Wachstum der Pflanze erklärlich. —

Die Haftorgane des Hypokotyls treten auf in Gestalt zahlreicher, nur auf der Sohle gebildeter Zellscheiben, deren Zellen protoplasmareich und vielfach nach unten vorgewölbt sind (Fig. 4). Sie scheiden offenbar eine Klebesubstanz aus, welche das Hypokotyl anheftet, vielfach sieht man z. B. der Sohle kleine Lebermoose fest ankleben. Morphologisch stellen diese Haftorgane, die später von N. Bernard und Burgeff auch — wenngleich, wie es scheint, meist in einfacherer Ausbildung — bei den Hypokotylen anderer Orchideen aufgefunden worden sind — offenbar eine eigenartige Ausbildung bezw. Neubildung von „Wurzelhaaren" dar. Der einzige ähnliche Fall, der mir bekannt ist, findet sich bei einigen epiphytischen Lebermoosen aus der großen Gattung *Lejeunea*, welche gleichfalls aus Rhizoiden Haftscheiben entwickelt haben[16]). Bei *Taeniophyllum* scheinen die Haftscheiben stärker entwickelt zu sein als bei den Hypokotylen anderer Orchideen, bei denen sie später gefunden wurden. Sie treten auf dem Hypokotyl in großer Zahl auf (vgl. die Flächenansicht Fig. 4 *I*).

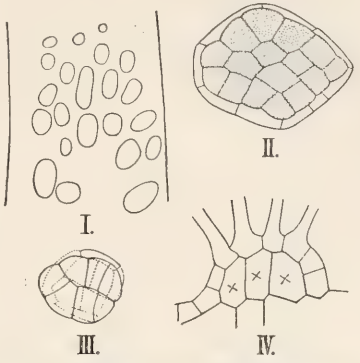



Fig. 4. *Taeniophyllum Zollingeri*. *I* Stück der „Sohle" eines Hypokotyls mit Haftscheiben. *II* Haftscheibe stärker vergr. *III* Eine andere, die Grenzzellen und die Innenzellen schimmern durch. *IV* Längsschnitt eines Hapters, die Innenzellen mit × bezeichnet.

In Flächenansicht fallen zunächst die oben erwähnten protoplasmareichen Zellen auf, die in wechselnder Zahl vorhanden sind. Ihrer Anordnung nach sind sie aus Teilung einer Zelle hervorgegangen. Sie können alle zu Rhizoiden auswachsen, so dass diese dann büschelig zusammenstehen.

Umgeben ist die Scheibe von einem Kranz hellerer (protoplasmaärmerer) Zellen. Unter der Scheibe sind noch Basalzellen[17]) vorhanden (in Fig. 4 *III* punktiert, in Fig. 4 *IV* mit × bezeichnet) in geringerer Zahl als die Scheibenzellen.

15) Es ist natürlich wohl möglich, dass nur die in Wasser gelöste Kohlensäure in Betracht kommt, wie dies z. B. auch für epiphytische Moose nachgewiesen wurde (Goebel, Flora 1893, p. 439).

16) Vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilder., p. 161, Fig. 66.

17) Vgl. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen (1909), p. 75.

Leider war es mir wegen Materialmangel nicht möglich, die Entwickelungsgeschichte der Haftscheiben zu verfolgen. Nach Burgeff[17]) waren die Basalzellen von *Laelio-Cattleya* aus Teilung einer hypodermalen Zelle entstanden. Noël Bernard macht über die Entstehung der Rhizoidbüschel keine Angaben. Es ist nicht ausgeschlossen, dass der ganze Apparat, also Rhizoidbüschel mit Basalzellen, aus der Teilung einer Dermatogenzelle hervorgeht, doch ist wahrscheinlicher, dass nur die Scheibe aus der Epidermis entsteht.

Wie dem auch sei, jedenfalls liegt hier eine eigentümliche Organbildung vor, welche bei den genannten Formen auf das Hypokotyl beschränkt ist: ein Organ, das erst als Klebscheibe zu dienen scheint, dann in Rhizoiden auswächst, die an Stelle der fehlenden ersten Wurzel die Befestigung am Substrat übernehmen. Diese Organe, die wir als primitive „Hapteren" bezeichnen können, finden sich bei einigen andern Orchideen an den Rhizomen. Denn die „Haarwurzelbüschel", welche Irmisch vor langer Zeit für *Coralliorhiza* und *Goodyera* angegeben hat, sind offenbar nichts anderes als die am Hypokotyl auftretenden „Hapteren".

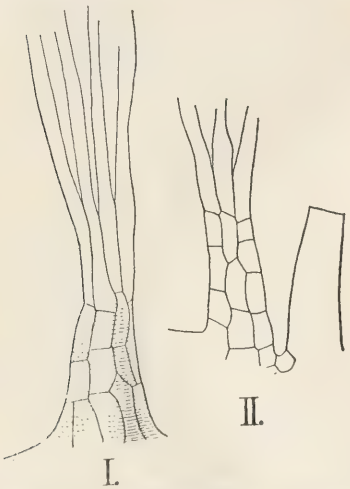


Fig. 5. *Coryanthes picta*. *I* Hapter in Außenansicht. *II* Ein anderer im Längsschnitt.

Bei der wurzellosen, saprophytisch lebenden *Coralliorhiza* treten sie offenbar als teilweiser Ersatz für die Wurzeln auf, ähnlich wie am Hypokotyl von *Taeniophyllum* u. a.

Die Untersuchung der *Coralliorhiza*-Rhizome ergab, dass die „Hapteren" mit denen von *Taeniophyllum* im wesentlichen übereinstimmen, nur dass die Büschel von Wurzelhaaren auf einem mächtigeren Gewebepolster sitzen und auch in der Jugend nicht als „Scheiben" auftreten.

Die auffallendsten Hapteren sitzen (nach mündlicher Mitteilung des Herrn Dr. Burgeff) an den Ausläufern der javanischen *Coryanthes picta*, von der ich dank der Freundlichkeit von Herrn Prof. Stahl Untersuchungsmaterial erhielt.

Fig. 5 *I* zeigt, dass die Rhizoidenbüschel auf einem weit über die Oberfläche vorspringenden Gewebepolster sitzen, die einzelnen Rhizoiden hängen unten ein Stück weit zusammen.

Wir haben es hier also mit einem eigenartigen, auf die Sprosse von Orchideen beschränkten Organ zu tun, das namentlich in Funktion

tritt dort, wo Wurzeln fehlen oder spärlich entwickelt sind. Dass sie am Hypokotyl der Keimlinge besonders auffallend hervortreten, ist also nicht zu verwundern, da die Entwickelung einer Hauptwurzel am Hypokotyl der Orchideen ausnahmslos unterbleibt.

Raciborski[18]) fand später eine dorsiventrale Ausbildung des Hypokotyls auch bei anderen Orchideen: *Aerides*, *Vanda*, *Phalaenopsis*. Bei *Aerides* vermehren sich sogar die Keimpflanzen durch Adventivsprossebildung (leider ist nicht angegeben, ob dabei neue Keimpflanzen, mit Hypokotyl u. s. w. oder direkt beblätterte Sprosse entstehen[19]). Er nennt den Keimspross einen „Protokorm" — eine Bezeichnung, auf welche unten zurückzukommen sein wird.

Die Angaben des Verf. über die Keimung von *Taeniophyllum* sind später von Noël Bernard in seiner schönen Abhandlung „L'évolution dans la Symbiose, les Orchidées et leur champignons commensaux"[20]) bestätigt worden.

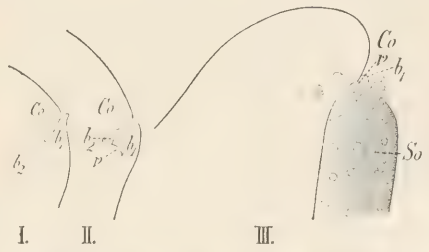



Fig. 6. *Taeniophyllum Zollingeri*. *I* Spitze eines Keimlings in Außenansicht: Der Kotyledon *Co* ist mit dem ersten Blatt $b_1$ scheidenförmig verwachsen, $b_2$ zweites Blatt. *II* Dasselbe im Längsschnitt, *v* Vegetationspunkt. *III* Spitze eines jüngeren Keimlings schräg von unten und der Seite, *So* Sohle des Hypokotyls mit Haftscheiben.

Doch ist Noël Bernard in einem Punkte anderer Ansicht als der Verf. Er sagt (a. a. O. p. 66): „Goebel a considéré comme un rudiment de cotylédon la partie saillante antérieure de la crête dorsale[21]), mais cette interprétation me paraît inexacte; ici en effet, comme chez les *Phalaenopsis*, la première feuille, au lieu d'être opposé à ce prétendu cotylédon, se développe du même côté que lui par rapport au sommet végétatif."

Wenn das so wäre, so würde allerdings meine Deutung unhaltbar sein.

Ich untersuchte deshalb die Reste meines vor 30 Jahren in Java gesammelten Materials an Keimlingen. Obwohl es nicht mehr sehr reichhaltig war, genügte es, um zu zeigen, dass der Irrtum nicht auf meiner, sondern auf Noël Bernard's Seite liegt. Denn wie Fig. 6 zeigt, entsteht das erste Blatt ($b_1$) nicht (wie N. Ber-

18) Raciborski, Biol. Mitteilungen aus Java, Flora 85 (1898).

19) Ob auch die *Taeniophyllum* solche Adventivbildungen hervorbringen können, ist fraglich. An den im Freien gesammelten fand ich keine, möglicherweise sind sie aber durch Wegnahme des Vegetationspunktes hervorzurufen, wie denn Keimpflanzen regenerationsfähiger zu sein pflegen als spätere Entwickelungsstadien (vgl. Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich, Biol. Centralbl. XXIV).

20) Annales des sciences naturelles, IX. Sér., botan., t. IX (1909), p. 65.

21) Raciborski bezeichnet diesen Teil als „Nase". Anm. des Verf.

nard angibt) auf derselben Seite wie der Kotyledon, sondern, entsprechend der bei den Orchideen am meisten verbreiteten zweizeiligen Blattstellung ihm gegenüber — auf der andern Seite des Vegetationspunktes. Außerdem kommen auch Fälle vor, in welchen der Kotyledon etwas mehr entwickelt ist als sonst (namentlich bei älteren Keimlingen), d. h. auf seiner dem Vegetationspunkt zugekehrten Seite eine Abflachung aufweist, die sich einer, freilich in den ersten Anfängen steckenbleibenden Scheidenbildung nähert, ja diese Scheide kann mit der des gegenüberstehenden ersten Blattes verwachsen (Fig. 6 B). Es kann an der Richtigkeit meiner alten Deutung also wohl kein Zweifel mehr bestehen — wie Noël Bernard zu seiner unrichtigen Angabe kam, ist mir rätselhaft. Vermutlich untersuchte er ältere Keimlinge, bei denen eine Verwechslung bezüglich der Blattstellung möglich ist. Dass ein Leitbündel im Kotyledon nicht ausgebildet wird, ist natürlich kein Grund, ihm die Blattnatur abzusprechen.

Er stellt ein extremes Beispiel eines „unifazialen" Blattes dar[22]), da eigentlich nur seine abaxiale Seite (die Unterseite, welche dem Lichte zugekehrt ist) entwickelt ist. Ohne Zweifel ist das bedingt dadurch, dass das Hypokotyl sich mit seiner Lichtseite weit stärker entwickelt als auf seiner Schattenseite (Fig. 3), da der Kotyledon nur ein kleines Anhängsel des Hypokotyls darstellt, ist eine solche Beeinflussung leicht verständlich.

Ich bin hier auf diese Frage nach dem Kotyledon eingegangen, nicht um Noël Bernard's Einspruch gegen meine Auffassung abzuweisen. An sich ist es ja ziemlich gleichgültig, wer in einer solchen Spezialfrage recht hat. Aber hier wird zugleich eine Frage von einigem allgemeinen Interesse berührt.

Treub hatte seinerzeit für *Lycopodium*-Keimlinge den Begriff eines „Protokorm" aufgestellt, und in diesem einen Vorläufer des beblätterten Sprosses der heutigen Pteridophyten erblicken zu können glaubte, also ein phylogenetisch „primitives" Organ. Demgegenüber hob der Verf. hervor[23]), dass es sich bei diesem Protokorm wesentlich nur um eine (vielleicht mit der „Pilzsymbiose zusammenhängende") eigenartige Ausbildung eines Hypokotyls handle, die in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftreten könne, namentlich auch bei solchen, die wie die Orchideen das Gegenteil von primitiver Struktur aufweisen. Auch hier liegt eine Rückbildung schon darin vor, dass diesem Hypokotyl die Wurzel fehlt und dass der Kotyledon — wie der Streit um ihn zeigt — nur wenig entwickelt ist. Für diese Auffassung aber ist es von Interesse, nachzuweisen, dass *Taeniophyllum* einen Kotyledon hat, also

22) Vgl. Goebel, Organographie, 2. Auflage (1913, p. 278).
23) Goebel, Organographie, 1. Auflage, p. 440.

der darunter befindliche Teil mit Recht den Namen eines Hypokotyls trägt.

Noël Bernard dagegen glaubte nachgewiesen zu haben[24]), „que l'apparition et l'évolution du protocorme chez les Orchidées sont des evènements dus aux progrès de la symbiose".

Das ist ein Irrtum. Das Auftreten (l'apparition!) des Protokorm hängt nicht von der Symbiose ab. Das Hypokotyl war schon vorhanden. Es kann, wie ja auch Verf. als möglich annahm, im Zusammenhang mit der Pilzsymbiose andere Eigenschaften angenommmen haben, aber entstanden ist es sicher nicht dadurch!

Auf Noël Bernard's phantastische Annahme (a. a. O. p. 18), dass die Gefäßpflanzen infolge einer hohen Anpassung gewisser Muscineen an eine Symbiose mit Pilzen entstanden seien, näher einzugehen, ist wohl nicht erforderlich. Sie ist ebenso wie die Aufstellung des Protokorms eines der zahlreichen Beispiele dafür, dass phylogenetische Spekulationen auf Abwege geraten sind. Außerdem: die Erscheinung, dass einem Forscher, der eine Entdeckung macht, diese nun zum Ausgangspunkt kühner Theorien wird, wiederholt sich ja oft. — Bernard's Verdiensten können aber seine phylogenetischen Phantasmagorien keinen Abbruch tun. — Mir scheint es zweifellos, dass der „Protokorm" der Orchideen nichts ist, als ein eigentümlich entwickeltes, bei manchen Formen lange fortwachsendes Hypokotyl und dass deshalb die ganze Bezeichung am besten fallen gelassen würde. Übrigens verhalten sich betreffs des Kotyledons die Keimpflanzen von *Phalaenopsis* ganz ebenso wie die von *Taeniophyllum*, nur dass bei ersterer Orchidee der Kotyledon sich später entwickelt als bei letzteren. Es ist mir unerklärlich, wie Noël Bernard angeben konnte, dass auch hier das erste Blatt auf der Seite des „prétendu cotylédon" stehe.

Die bessere Kenntnis der Keimungserscheinungen der Orchideen, welche wir jetzt besitzen, gestattet uns auch, uns ein Bild zu machen, wie eine so sonderbare Form wie *Taeniophyllum* entstand.

Bernard schildert, dass die Keimlinge von *Phalaenopsis* (einer Kreuzung von *Ph. rosea* und *amabilis*) im Keimlingsstadium reduzierte Blätter besitzen, während die Wurzeln verhältnismäßig mächtig entwickelt und offenbar auch als Assimilationsorgane von größerer Bedeutung sind als die Blätter. Erst später gewinnen diese dann bei *Phalaenopsis* eine bedeutende Entwickelung. Die flachen grünen Wurzeln können dann bei den Arten, welche in der Trockenheit ihre Blätter verlieren, vorübergehend dieselbe Rolle spielen wie bei *Taeniophyllum* zeitlebens (Fig. 7).

---

24) A. a. O. p. 17.

*Taeniophyllum* bleibt einfach auf einem Stadium stehen, welches bei *Phalaenopsis* ein bald vorübergehendes Jugendstadium ist. Es ist also nicht nötig anzunehmen, dass die Laubblätter, welche die Vorfahren von *Taeniophyllum* jedenfalls besessen haben, allmählich kleiner wurden und verkümmerten. Es brauchte einfach deren Bildung von vornherein, also mit einem „Sprung", schon bei der Keimung gehemmt zu werden. Die Pflanze war trotzdem weiter existenzfähig, weil sie grüne Wurzeln schon besaß und konnte vermöge ihrer geringen Ansprüche an Standorten gedeihen, welche sonst nur für Flechten und Moose, die periodische Austrocknung ertragen, bewohnbar sind.

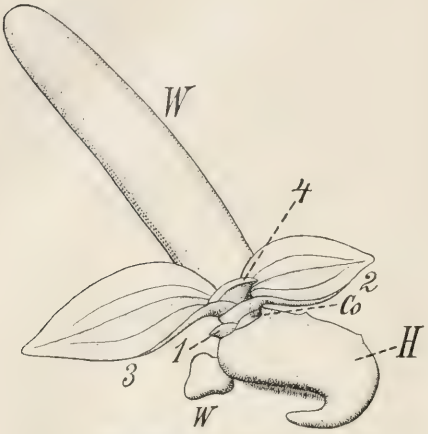



Fig. 7. *Phalaenopsis amabilis* × *Ph. rosea* (nach Noël Bernard). 4 Monate alte Keimpflanze 4fach vergr. (Bezifferung vom Verf.). *H* Hypokotyl, $W_1$, *W* Wurzeln, *Co* Kotyledon, *1—4* Blätter.

Sie lebt dort im wesentlichen (wie auch Wiesner hervorhebt) wie eine Krustenflechte. Wie diese ist sie auf das von der Baumrinde herabrieselnde Wasser angewiesen, das von der Unterseite der Wurzeln aufgenommen wird.

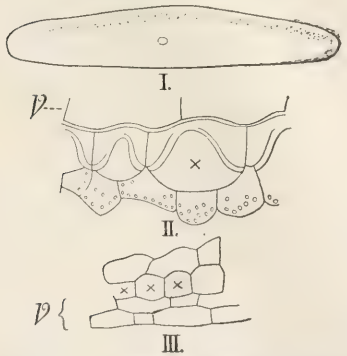



Fig. 8. *Taeniophyllum philippinense.* *I* Querschnitt einer Wurzel, das chlorophyllreiche Gewebe punktiert. *II* Querschnitt durch die Ober-, *III* durch die Querseite der Exodermiszellen mit × bezeichnet, *V* Velamen.

Diese fallen auf durch ihre Abflachung.

Am auffallendsten abgeflacht fand ich die Wurzeln bei *T. philippinense.* Hier ist der Breitendurchmesser der Wurzeln mehr als fünfmal so groß wie der Höhendurchmesser (Fig. 8 *I*). Der dorsiventrale Bau der Wurzel tritt hier ungemein deutlich hervor. Zunächst schon darin, dass das Chlorophyll auf der Lichtseite stärker entwickelt ist als auf der Substratseite. Zur Ausbildung eines typischen Assimilationsparenchyms ist es freilich auch hier nicht gekommen. Sodann in der Ausbildung der Wurzelhülle.

Bei *T. philippinense* und *T. Zollingeri* ist das Velamen auf der Oberseite nur in Resten vorhanden, während es auf der Unterseite

in zwei Zellschichten erhalten bleibt (Fig. 8 *II* und *III*). Besonders eigentümlich ist die „Exodermis".

Auf der Oberseite sind die nach außen gekehrten Zellwände und die Seitenwände der Zellen ungemein verdickt, auf der Unterseite ganz dünnwandig (Fig. 8 *II* und *III*).

Es ist klar, dass die starke Verdickung der nach außen gelegenen Zellwände einen wirksamen Schutz gegen Transpiration darstellt, welcher auf der dem Substrat zugekehrten Seite unnötig ist.

Kausal ist die Verschiedenheit wohl durch die Verschiedenheit der Transpiration bedingt, bezw. dadurch, dass letztere auf der Lichtseite eine stärkere Anhäufung organischer Baustoffe zur Folge hat.

Außerdem spricht sich die Dorsiventralität auch noch darin aus, dass die Exodermis der Wurzeln von *T. philippinense* nur auf der Unterseite „Durchlasszellen" hat (Fig. 9). Damit haben die *Taeniophyllum*-Wurzeln den höchsten Grad von Dorsiventralität erreicht, welcher für Orchideenluftwurzeln bis jetzt bekannt ist. Denn selbst die Luftwurzeln von *Aeranthus fasciola* — einer gleichfalls „blattlosen" Orchidee — haben nach Janczewski an der Exodermis der Oberseite noch Durchlasszellen.

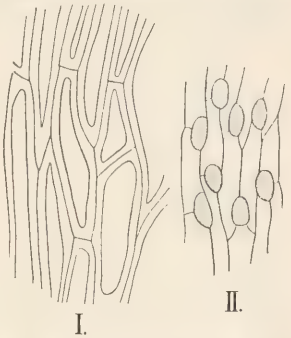



Fig. 9. *Taeniophyllum philippinense*. Flächenansicht der Exodermis. *I* der Ober-, *II* der Unterseite einer Wurzel.

Dass diese Zellen auf der Oberseite, wo keine Wasseraufnahme stattfindet, überflüssig sind, ist natürlich noch keine Erklärung für ihr Fehlen. Offenbar erfährt die Oberseite einerseits eine Entwickelungshemmung, wie sie sich in der Reduktion des Velamens und im Unterbleiben der Abtrennung der Durchlasszellen ausspricht — andererseits eine abweichende Ausbildung, die sich in stärkerem Wachstum und stärkerer Wandverdickung der Exodermiszellen der Oberseite (vgl. die Flächenansicht Fig. 9 *I* mit 9 *II*) zeigt. Ob diese beiden Eigentümlichkeiten auf denselben Reiz oder auf verschiedene zurückzuführen sind, ist fraglich.

In physiologischer Beziehung wurde *Taeniophyllum* untersucht von Wiesner[25]). Er stellte u. a. fest, dass die Wurzeln sehr langsam wachsen und meint, es sei in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Wurzeln im Finstern überhaupt nicht wachsen.

Damit wäre ein sehr wesentlicher Unterschied von den typischen Wurzeln, den Erdwurzeln festgestellt, von denen sich doch zweifellos

25) J. Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg IV zur Physiologie von *Taeniophyllum Zollingeri*.

die *Taeniophyllum*-Wurzeln ableiten. Denn diese werden bei Lichtschluss in ihrem Wachstum nicht gehemmt. Im Gegenteil erfolgt durch die Beleuchtung eine Verlangsamung des Wachstums[26]). *Taeniophyllum* befindet sich allerdings in anderen Bedingungen als andere Wurzeln. Diese erhalten ihre organischen Baumaterialien von den chlorophyllhaltigen oberirdischen Teilen, bei *Taeniophyllum* liegen vollständig autotrophe Wurzeln vor, die auch ihren Kohlenstoffbedarf selbständig durch Assimilation aus der atmosphärischen Kohlensäure decken, nur die ersten Entwickelungsstadien werden auf Kosten der im Stämmchen oder älteren Wurzeln gespeicherten Reservestoffe zurückgelegt. Wenn es eine Pflanze gibt, bei der man ein „Erblichwerden erworbener Eigenschaften" vermuten könnte, so würde man sie wohl in *Taeniophyllum* suchen können. Die Wurzeln hätten die Fähigkeit, im Dunkeln zu wachsen verloren und eine nicht mehr direkt durch das Licht induzierte Dorsiventralität angenommen.

Der Direktion des botanischen Gartens in Buitenzorg verdanke ich eine Anzahl lebender *Taeniophyllum*-Pflanzen. Diese wachsen — wenigstens eine Zeitlang — in Kultur ganz gut, wenn man sie möglichst in Ruhe lässt, namentlich nicht viel spritzt, da sie sonst leicht faulen.

An zweien wurde die Stammknospe durch Überbinden eines schwarzen Tuches und aufgelegte Watte verdunkelt, die äußeren Wurzelteile blieben unbedeckt.

Eine der Pflanzen ging — auf nicht näher aufgeklärte Weise — verloren. Die andere zeigte nach etwa 8 Monaten, als der Verband geöffnet wurde, drei neue, unter diesem entwickelte bleiche, chlorophyllose Wurzeln. Die längste war $1^1/_2$ cm lang.

Das zeigt zunächst, dass die Wurzeln die Fähigkeit, sich im Dunkeln zu entwickeln, nicht verloren haben — wenigstens wenn sie von Anfang an im Dunkeln auftreten. Ob die Spitze einer Luftwurzel im Dunkeln weiter wächst und wie sich die Zuwachsgeschwindigkeit im Licht und im Dunkeln verhält, wurde nicht untersucht und derzeit haben die noch übrigen Exemplare keine gesunden Wurzelspitzen. Indes ist es nun, nach den Erfahrungen, die über *Phalaenopsis* mitgeteilt wurden, sehr wahrscheinlich, dass auch die am Lichte angelegten *Taeniophyllum*-Luftwurzen sich im Dunkeln weiter entwickeln können. Wenn man die ganze Pflanze verdunkelt, so können leicht schädliche Stoffwechselprodukte entstehen, die eine Weiterentwickelung verhindern — es gibt auch andere chlorophyllhaltige Pflanzen, die sich im Dunkeln nicht weiter entwickeln und nicht etiolieren. Mich interessierte hauptsächlich die Frage, ob die Dorsiventralität der *Taeniophyllum*-Wurzeln eine induzierte ist oder nicht.

26) Vgl. die in Pfeffer's Pflanzenphysiologie II, p. 110 mitgeteilten Messungen.

Es zeigte sich, dass das erstere zutrifft. Die im Dunkeln entwickelten Wurzeln waren, wie die Querschnitte Fig. 10 zeigen, nicht abgeflacht, sondern annähernd zylindrisch, selbstverständlich können Abweichungen schon durch mechanische Beeinflussung vorkommen. Auch war in der Beschaffenheit des Velamens und der Exodermis kein durchgreifender Unterschied zwischen den verschiedenen Seiten festzustellen. Namentlich waren Durchlasszellen in der Endodermis überall vorhanden. Damit ist nachgewiesen, dass die Dorsiventralität der Wurzeln auch hier vom Lichte bedingt ist.

Natürlich wäre es wünschenswert, den Versuch in größerem Maßstab und im Heimatland der Pflanze zu wiederholen. Dann werden sich Einzelfragen näher untersuchen lassen, wie die, ob nicht eine gewisse „Nachwirkung" (die hier aber durch den Spross vermittelt sein müsste) insofern vorkommt, als kleinere Unterschiede im Bau von adaxialer und abaxialer Seite der Wurzeln sich noch nachweisen lassen.

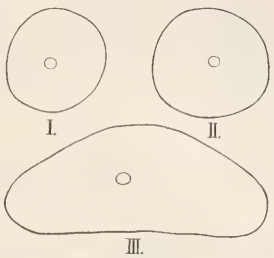


Fig. 10. *Taeniophyllum Zollingeri.* Querschnitte durch Wurzeln. *I* und *II* im Dunkeln, *III* am Lichte entwickelt (Oberseite nach unten gekehrt).

Als Hauptresultat scheint mir aber auch durch die einzige Versuchspflanze erwiesen: Die Wurzeln von *Taeniophyllum* haben, trotzdem sie seit ungezählten Generationen nur am Lichte sich entwickeln, ihre Fähigkeit, im Dunkeln zu wachsen, nicht verloren. Ihre Dorsiventralität wird direkt durch das Licht bestimmt. Ob eine Nachwirkung stattfindet und wie die Wachstumsgeschwindigkeit im Licht sich zu der im Dunkeln verhält, bleibt näher zu untersuchen. Der einzige Fall, in welchem jetzt noch eine „autonome" Dorsiventralität von Orchideenwurzeln vorzuliegen scheint, ist der von *Aeranthus fasciola.*

Janczewski (a. a. O. p. 26) sagt: „L'organisation dorsiventrale apparaissant de si bonne heure doit être une qualité innée à la racine de l'*Aëranthus fasciola*; l'expérience le prouve d'une manière incontestable, en nous apprenant que cette organisation ne peut être éliminée par la développement de la racine dans l'obscurité."

Das Experiment, auf welches sich diese Angabe stützt, ist folgendes. Eine mit Stanniol umwickelte Wurzelspitze stellte ihr Wachstum ein. Später regenerierte sich die Wurzelspitze (d. h. es entstand offenbar eine Seitenwurzel, wie das nach der Verletzung von Orchideenluftwurzeln oft eintritt[27]), die Wurzel war der Hauptsache nach dorsiventral, nur fehlten die „Flügel", zu deren Entwickelung auch nach Janczewski's Ansicht Licht notwendig ist.

27) Vgl. Goebel, Einleitung in die exper. Morphologie, p. 169.

Es ist natürlich möglich, dass die verschiedenen Orchideen sich verschieden verhalten und *Aeranthus fasciola* tatsächlich eine autonome Dorsiventralität der Wurzeln aufweist. Aber der Janczewskische Versuch dürfte auch noch einer anderen Deutung fähig sein. Und zwar aus folgenden Gründen.

1. Es ist nicht nachgewiesen, dass die neue Wurzel wirklich auch im Dunkeln entstand, sie konnte schon vorhanden, am Lichte induziert und nun weiter gewachsen sein.

2. Selbst wenn sie im Finstern entstand, kann die Wurzel, an der sie sich bildete, auf sie eine Nachwirkung ausgeübt haben, wie wir oben eine solche bei *Phalaenopsis* nachwiesen. Bei längerer Dauer des Versuchs wäre auch diese Wurzel wohl radiär geworden. Es scheint mir also derzeit wahrscheinlich, dass bei allen dorsiventralen Orchideenluftwurzeln nur eine labile Induktion vorliegt. Ob diese Auffassung zutrifft, werden weitere experimentelle Untersuchungen zeigen müssen, die ja namentlich in der Heimat dieser Pflanzen leicht auszuführen sind.

## Inhaltsübersicht.

1. Die auffallende dorsiventrale Ausbildung der Luftwurzeln mancher Orchideen beruht auf zwei Vorgängen:
   a) Eine Hemmung der anatomischen Differenzierung auf der Lichtseite,
   b) eine stärkere Wandverdickung der Außenzellen auf der Lichtseite.
2. Die Hemmung macht sich bei den einzelnen Gattungen in ungleichem Maße geltend. Sie betrifft teils die Ausbildung des Velamens, teils die Exodermis. Bei letzterer werden bei den meisten Formen die „Durchlasszellen“ auf der Oberseite in geringerer Zahl ausgebildet als auf der Unterseite. Bei *Taeniophyllum* unterbleibt ihre Differenzierung ganz. Die Wurzeln dieser Gattung stellen also die am meisten dorsiventral ausgebildeten dar.
3. Die dorsiventrale Ausbildung ist in allen vom Verf. untersuchten Fällen vom Lichte abhängig, auch bei *Taeniophyllum*, von dem Wiesner annahm, dass ein Wachstum der Wurzeln im Dunkeln nicht stattfinden könne.

   Es macht sich aber eine länger andauernde Nachwirkung, namentlich bei *Phalaenopsis*, geltend. Die im Dunkeln entwickelten Wurzeln zeigen allseitig die Ausbildung, welche sonst der (nicht gehemmten) Schattenseite zukommt. Die abweichende Angabe von Janczewski betreffend *Aeranthus fasciola* ist wahrscheinlich durch „Nachwirkung“ bedingt.
4. An den Sprossteilen einer Anzahl von Orchideen finden sich eigentümliche „Hapteren“, hervorgegangen aus der Teilung

einer Oberhautzelle und einer Anzahl darunter liegender Zellen. Sie dienen bei *Taeniophyllum* zunächst als Haftscheiben, später wachsen die äußeren Zellen zu Wurzelhaarbüscheln aus. Außer bei Keimlingen sind diese „Hapteren" auch bekannt an den unterirdischen Sprossteilen von *Coralliorhiza*, *Goodyera*, an den Niederblättern von *Microstylis*, *Sturmia*, *Malaxis*[28]).

Ihre höchste bis jetzt bekannte Entwickelung erreichen sie bei *Corysanthes*. Sie sind offenbar namentlich dann von Bedeutung, wenn Wurzeln fehlen oder spärlich entwickelt sind.

6. Ob die Dorsiventralität des Hypokotyls mancher Orchideen eine „autonome" oder eine durch die Außenwelt bedingte ist, bleibt zu untersuchen.

   Es liegt aber kein Grund vor, bei den Orchideen von einem „Protokorm" zu sprechen. Was so genannt wurde, ist nichts als ein Hypokotyl von oft eigenartiger Ausbildung, an welchem keine „Hauptwurzel" sich findet. Dieses Hypokotyl spielt vielfach auch eine wichtige Rolle als erstes Assimilationsorgan.

7. Der Kotyledo ist bei *Taeniophyllum* — entgegen der Angabe von N. Bernard — in normaler Stellung vorhanden, aber sehr rückgebildet.

---

# Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen.

Von **Dr. med. Rudolf Brun,**
Assistent an der Nervenpoliklinik der Universität in Zürich.

(Schluss.)

## II.

## Experimentelle Ergebnisse über die Fernorientierung der Ameisen.

Nachdem wir im vorhergehenden die allgemeinen psychobiologischen und mnemischen Gesetze, welche den verwickelten Mechanismus der Fernorientierung beherrschen, in großen Umrissen skizziert haben, wollen wir uns nunmehr den Ergebnissen der experimentellen Analyse eines ganz besonders lehrreichen Spezialfalles zuwenden, nämlich der Fernorientierung der Ameisen. Die Erkenntnis der großen Bedeutung, welche diese Spezialfrage für das Orientierungsproblem im allgemeinen besitzt, veranlasste nicht nur Entomologen von Fach, sondern auch zahlreiche Biologen, Psychologen und Physiologen, sich mit derselben näher zu befassen und so entstand allmählich eine ziemlich umfangreiche Literatur, in

28) Vgl. Goebel, Zur Biologie der Malaxideen, Flora 88 (1901), p. 100, Fig. 6.

welcher ein reiches und äußerst interessantes Tatsachenmaterial niedergelegt ist[17]).

Die Ameisen eignen sich nämlich zu Studien über die Fernorientierung aus zwei Gründen in ganz besonderem Maße: Einmal wegen ihrer sesshaften, sozialen Lebensweise, welche sie nötigt, von ihren Fernwanderungen immer wieder zu einem ganz bestimmten Ausgangspunkt, dem Neste, zurückzukehren; — dann aber auch deshalb, weil sie (im Gegensatz zu den Bienen) in der Arbeiterkaste flügellos sind und daher eine verhältnismäßig langsame, leicht verfolgbare Fortbewegung haben.

Das richtige Verständnis einer so komplizierten biologischen Leistung, wie sie die Fernorientierung der Ameisen darstellt, setzt natürlich vor allem eine genauere Kenntnis der Anatomie und Physiologie der beteiligten Sinnesorgane, sowie des diesen Sinnen übergeordneten zentralen Assoziationsapparates voraus. Ich möchte daher, bevor ich auf die biologischen Erscheinungen eingehe, noch ganz kurz die wesentlichsten dieser anatomischen und physiologischen Tatsachen in Erinnerung bringen.

Die Sinne, die bei der Orientierung der Ameisen in Betracht kommen können, sind im wesentlichen der Geruchssinn, der Tastsinn, der Gesichtssinn und die kinästhetischen Registrierungen. Was die Mitwirkung dieser letzteren betrifft, so sind wir da natürlich ausschließlich auf die experimentell-physiologische Analyse angewiesen. Über die Funktionen der anderen Sinne kann uns, teilweise wenigstens, schon die anatomische Struktur der betreffenden Organe wichtige Fingerzeige geben.

Der Geruchssinn ist bekanntlich der biologisch weitaus wichtigste Sinn der Ameisen. Wie wir schon im allgemeinen Teil dieser Arbeit (S. 195) gesehen haben, kommt derselbe hier auch für die exterozeptive Orientierung im Raume sehr wesentlich in Betracht, weil seine peripheren Endapparate oberflächlich, an den symmetrischen und äußerst beweglichen (geknieten) Antennen lokalisiert sind. Der Geruchssinn der Ameisen gehört daher, wie unser Auge, zu den relationellen Sinnen, d. h. er ist in erster Linie ein Kontaktgeruchssinn, welcher die von den verschiedenen Objekten ausgehenden Duftemanationen nicht, wie unsere Riechschleimhaut, in diffuser Mischung, sondern in ganz bestimmter räumlicher Anordnung, entsprechend den gleichzeitig durch die Tasthaare der Fühler wahrgenommenen Formen der duftenden Objekte, rezipieren muss. Auf diese Überlegungen gründete Forel[18])

17) Ich werde im folgenden nur die wichtigsten einschlägigen Arbeiten anführen und verweise im übrigen auf meine kürzlich erschienene Monographie („Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen", — Gustav Fischer, Jena 1914), welche ein ausführliches Literaturverzeichnis enthält.

18) Forel, Expériences et remarques critiques sur les sensations des insectes. — Rivista di Sc. Biolog. II u. III, Como 1900—1901. — Die psychischen Fähig-

bekanntlich seine geistreiche Kontaktgeruchstheorie oder Theorie des topochemischen Fühlersinnes, welche eben besagt, dass die Ameisen vermittelst ihrer Fühler räumlich scharf umschriebene „Geruchsformen" wahrnehmen. Sie werden also beispielsweise runde von viereckigen, harte von weichen, elliptische von kugeligen Gerüchen unterscheiden und werden diese verschiedenen Geruchsformen in eben der gegenseitigen räumlichen Anordnung und zeitlichen Folge, wie sie im umgebenden Raume angetroffen wurden, auch im Gedächtnis als assoziierte topochemische Engrammkomplexe aufspeichern. Doch betont Forel ausdrücklich, dass die Ameisen von dieser topochemischen Assoziation, entsprechend der absoluten Kleinheit ihres Gehirns, natürlich nur in sehr beschränktem Umfange Gebrauch machen können. Diese selbstverständliche Einschränkung vorausgesetzt, besteht seine Theorie zweifellos auch heute noch zu Recht.

Im Vergleich zum Kontaktgeruchssinn ist das Ferngeruchsvermögen der Ameisen offenbar nur sehr gering entwickelt; man kann sich wenigstens leicht davon überzeugen, dass Ameisen selbst stark duftende und für sie ungemein „lustbetonte" Substanzen, wie Honig, nur auf wenige Zentimeter zu wittern imstande sind.

Auch der Gesichtssinn weist bei den Ameisen — wie bei den Insekten überhaupt — eine Reihe von Besonderheiten auf, welche von vornherein vermuten lassen, dass derselbe bei der Fernorientierung wohl in ganz anderer Weise funktioniert als bei den Wirbeltieren. Bekanntlich entwerfen die Fazettenaugen der Insekten nach der Müller-Exner'schen Theorie des musivischen Sehens von den Objekten der Außenwelt ein einziges aufrechtes Mosaikbild (Appositionsbild), dessen Schärfe in erster Linie von der Zahl der Fazetten, in zweiter Linie von der Länge und Schmalheit der einzelnen Ommatidien abhängt: Je zahlreicher nämlich die Fazetten, in um so zahlreichere Bildpunkte wird das Gesamtbild aufgelöst und desto kleinere Objekte werden somit noch einigermaßen deutlich „erkannt"; je länger und schmäler die Ommatidien, um so konzentriertere Lichtbündel leiten sie den entsprechenden Netzhautelementen zu, indem die Randstrahlen abgeblendet werden. Die Augen der bestsehenden Ameisen haben (im Arbeiterstand) eine verhältnismäßig geringe Fazettenzahl[19]) und ziemlich kurze Ommatidien. Ihr Fernpunkt, der hauptsächlich von der Wölbung der Kornealinsen abhängt, ist bei den meisten Arten bis auf wenige Millimeter oder Zentimeter ans Auge herangerückt. Die Unbeweglichkeit der Fazettenaugen bringt es ferner mit sich, dass die Auf-

keiten der Ameisen, 2. Aufl., Reinhardt, München 1902. — Sinnesleben der Insekten, ebend. 1910.

19) Bei *Formica rufa*, einer der bestsehenden Arten, beispielsweise nur 600, gegenüber 20000 bei vielen Libellen!

merksamkeit des ruhenden Insekts nur durch bewegte Objekte zu erregen ist. — Die Augen der Ameisen scheinen demnach hauptsächlich für das Sehen großer, bewegter Objekte aus nächster Nähe eingerichtet (Forel). Man glaubte daher früher allgemein, dass der Gesichtssinn bei der Fernorientierung dieser Insekten nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen könne. Es ist hauptsächlich Santschi's[20]) Verdienst, diesen Irrtum, der, im Verein mit einer gewissen Voreingenommenheit zugunsten des Geruchssinnes, das unbefangene Urteil in der Deutung mancher Tatsachen lange Zeit trübte, endgültig widerlegt zu haben. Wir werden auf die wichtigen neuen Ergebnisse der Forschungen dieses hervorragenden Myrmekologen noch ausführlich zurückzukommen haben. —

Die Frage, ob die Ameisen „hören", scheint trotz allen darauf gerichteten Untersuchungen noch immer nicht ganz einwandfrei entschieden zu sein. Man hat eigentümliche, im Inneren der Tibien ausgespannte sogen. „chordotonale" Organe wiederholt als Gehörorgane angesprochen; — falls dieselben wirklich echte Schallwellen rezipieren, dürften sie aber wohl nur für die Wahrnehmung jener feinsten Zirplaute („Stridulationen") aus nächster Nähe in Betracht kommen, welche manche Ameisen durch Aneinanderreiben gewisser Teile ihres Chitinpanzers erzeugen. Was endlich statische Organe anbetrifft, so sind solche bis jetzt bei Insekten überhaupt nicht nachgewiesen worden. —

Vergleichen wir die eben kurz angedeuteten Sinnesfunktionen mit Bezug auf ihren direkten Wirkungsbereich, so stellen wir ohne weiteres fest, dass durch keine derselben eine direkte Rezeption des Nestes (oder besser: des psychophysiologischen Erregungskomplexes „Nest") aus größeren Entfernungen als höchstens einem Meter ermöglicht wird. Daraus folgt, dass jede Fernorientierung der Ameisen über einen Meter hinaus eine indirekte sein muss, d. h. dass sie nicht nach einem sinnlich (als aktueller Reizkomplex) gegebenen, sondern nach einem im „Sensorium" der Tiere lediglich als Engramm vertretenen Ziele erfolgt, mit Hilfe von intermediären, mit diesem Zielengramm sekundär assoziierten Richtungszeichen. Nun setzt aber, wie wir gesehen haben, jede, auch die einfachste Form einer indirekten Orientierung im Prinzip die Fähigkeit zur Erwerbung und Assoziation individueller Engrammkomplexe voraus und es fragt sich daher, ob wir berechtigt sind, so winzigen Geschöpfen wie Ameisen ein solches plastisches Engraphie- und Assoziationsvermögen zuzuschreiben. Manche Autoren

20) Santschi, F., Observations et remarques critiques sur le mechanisme de l'orientation chez les Fourmis. Revue Suisse de Zool. 1911. — Comment s'orientent les Fourmis. Ibid. 1913. — L'œil composé considéré comme organe d'orientation chez la Fourmi. Revue Zool. Africaine III, 1913.

— unter ihnen namentlich Bethe[21]) — haben den Insekten bekanntlich alle „psychischen" Qualitäten (oder sagen wir besser: eine individuelle Mneme) rundweg abgesprochen, und wo ihre eigenen Experimente sie mit dieser vorgefassten Meinung in Widerspruch brachten, waren sie eher geneigt, ihre Zuflucht zu irgendeiner physiologisch unerklärlichen „unbekannten Kraft" zu nehmen, als ihre These aufzugeben. Bevor wir indessen diesen Autoren auf das dunkle Gebiet der wissenschaftlichen Mystik folgen, werden wir doch gut tun, uns vorerst noch danach umzusehen, ob im Zentralnervensystem der höheren Insekten nicht anatomische Strukturen vorhanden sind, welche als das morphologische Substrat jener biologisch nachweisbaren plastischen Neurokymtätigkeiten angesehen werden könnten.

Fig. 2. Frontalschnitt durch das Gehirn (Oberschlundganglion) der roten Waldameise (*Formica rufa* L.). — Mikrophotogramm. Vergr. ca. 65×. Hämatoxylin-Eosin. *Cp* = Corpora pedunculata Dujardini. *F* = Fazettenauge. *Lo* = Lobus opticus. *Lolf.* = Lobus olfactorius. *Ml.* = Massa lateralis protocerebri. *Ri* = Regio intercerebralis.

Wenn wir einen Frontalschnitt durch den vorderen Abschnitt („Proto- und Deutocerebron") des Gehirns (Oberschlundganglions) einer phylogenetisch hochstehenden Ameise betrachten (Fig. 2), so fallen uns daran sofort vier eigentümlich strukturierte dorsale Gebilde in die Augen, welche in diesen Frontalebenen einen relativ sehr bedeutenden Teil des gesamten Hirnquerschnitts einnehmen. Es sind dies die sogen. pilzhutförmigen Körper oder Corpora pedunculata von Dujardin. Dieselben präsentieren sich im Frontalschnitt als vier symmetrische, tief eingebuchtete, bezw. gewundene Massen grauer Substanz vom Typus des flächenförmigen oder Rindengraus, bestehend aus einer dorsalen kompakten Rindenschicht sehr dichtstehender indifferenter

21) Bethe, A., Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? — Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 70, 1898.

Körnerzellen und einer tieferen, semmelförmig gebuchteten dickeren Molekularschicht. Diese Massenanhäufung von Substantia molecularis besteht im wesentlichen aus nichts anderem als aus den, zu einem unentwirrbaren Neuropilemfilz verflochtenen, Fibrillenaufsplitterungen und Axonen zahlreicher Projektions-, Assoziations- und Kommissurenfasern, welche teils aus den Körnerzellen der Rindenschicht hervorgehen, teils aus allen übrigen Hirnregionen (Lob. olfactorius, Lob. opticus u. s. w.) herbeifließen, um sich um die Körnerzellen aufzusplittern. Jede Windung entsendet zwei dicke Stiele (Pedunculi), welche tief in die Zentralmasse des Protocerebrons eintauchen (in dem Mikrophotogramm Fig. 2 sind nur die vor-

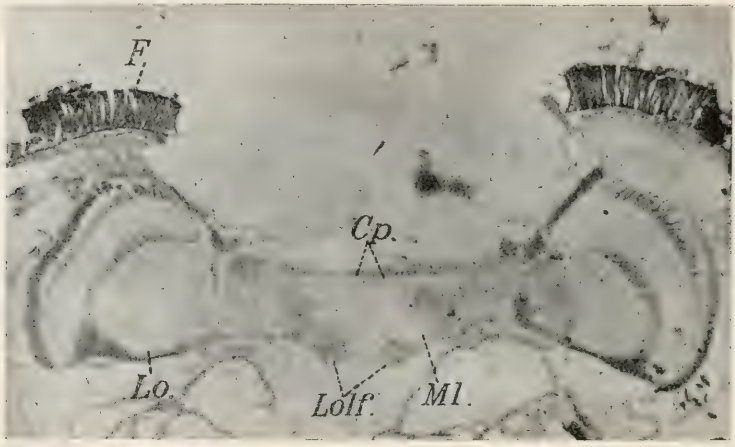



Fig. 3. Frontalschnitt durch das Gehirn (Oberschlundganglion) der Schmeißfliege (*Calliphora vomitoria*). — Mikrophotogramm. Vergr. ca. 40 ×. Toluidinblaufärbung. *Cp* = die kaum andeutungsweise entwickelten Corpora pedunculata. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2.

deren Umbiegungen dieser mächtigen Stiele zu sehen, da ihre Vereinigung mit den Corp. pedunc. erst in etwas kaudaleren Ebenen erfolgt).

Die eben geschilderte mächtige Entwickelung der Corpora pedunculata findet sich nun aber bezeichnenderweise nur bei den phylogenetisch jungen sozialen Hymenopteren (Ameisen, Bienen, Wespen), und auch da nur in der Weibchen- und Arbeiterkaste, welche ja auch allein jene höheren plastischen Fähigkeiten verraten, von denen wir oben gesprochen haben. Bei den viel dümmeren Männchen sind diese Organe, wie Forel zuerst nachwies, stets wesentlich kleiner, nur wenig gefaltet, oft geradezu rudimentär und bei den übrigen (nicht sozialen) Insekten stellen sie bestenfalls nur einfach geschichtete, dorsale Höcker, ohne jede Faltung dar, oder fehlen vollständig. So werden Sie dieselben z. B. bei den stu-

piden Fliegen, diesen Proletariern unter den Insekten, vergeblich suchen; man sieht hier (Fig. 3) an der entsprechenden Stelle nur medial eine spärliche Ansammlung von Körnerzellen, während die ganze dorsale Partie des Protocerebrons zwischen den (hier dafür um so mächtiger entwickelten) Lobi optici einfach flach abgeschnitten erscheint. — Mit Rücksicht auf alle diese Tatsachen ist man m. E. gewiss zu dem Schlusse berechtigt, dass man in den Corpora pedunculata tatsächlich einen phylogenetisch relativ spät auftretenden, funktionell hochwertigen zentralen Assoziationsapparat vor sich hat, welcher also insofern gewissermaßen ein Analogon des Großhirns der Wirbeltiere darstellen dürfte. —

Und nun wollen wir uns den merkwürdigen biologischen Problemen zuwenden, vor welche die staunenswerte Orientierungsfähigkeit der Ameisen die Wissenschaft gestellt hat. Wir unterscheiden dabei, nach dem Vorgehen von Cornetz, zunächst aus rein praktischen Gründen scharf zwischen zwei Grundphänomenen: Einer Massenorientierung zahlreicher Individuen auf kollektiv begangenen Wegen und der Orientierung einzeln vom Nest ausgehender Individuen. Bei vielen Arten, so namentlich bei den augenlosen und schlecht sehenden, wie *Lasius fuliginosus*, ist ausschließlich der erste Modus im Gebrauch, andere Arten gehen nach Belieben bald scharenweise, bald einzeln vom Neste aus (*Formica*, *Polyergus*, *Lasius niger*), noch andere immer nur vereinzelt (*Cataglyphis*). Die psychobiologischen Grundlagen beider Orientierungsarten sind z. T. wesentlich verschieden.

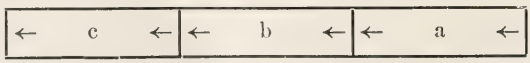
### 1. Die Massenorientierung.

Dieselbe ist in der Regel (aber durchaus nicht immer) eine Orientierung auf vorgezeichneter Bahn, welche zumeist durch eine chemische Spur, seltener durch eigentliche von den Ameisen angelegte gebahnte Straßen markiert wird. Uns interessiert hier vor allem die Orientierung auf Geruchsspuren, da diese Erscheinung trotz ihrer scheinbaren Einfachheit ein Problem in sich birgt, das bis vor kurzem noch aller Erklärungsversuche zu spotten schien. Es bietet sich dabei gewöhnlich folgendes Bild: Man sieht auf einer Strecke von 5, 10, ja selbst 100 und mehr Metern eine ununterbrochene Kette von Ameisen zwischen Nest und Ziel (gewöhnlich ein Blattlausstrauch) hin- und herwandern; dabei folgt jedes Tier, fortwährend den Boden mit den Fühlern abtastend, genau seinem Vordertier, ohne auch nur einen Finger breit vom Weg abzuweichen. Dass die Ameisen dabei in der Tat eine auf dem Boden deponierte materielle Geruchsspur verfolgen, geht aus einem einfachen Versuch hervor, den der Genfer Gelehrte Ch. Bonnet schon vor mehr als 100 Jahren machte. Zieht man

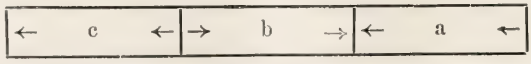
nämlich mit dem Finger einen Strich quer über die Straße, so stauen sich die Ameisen zu beiden Seiten desselben an; sie suchen aufgeregt mit den Fühlern herum, bis endlich eine es wagt, das Hindernis langsam, zögernd zu überschreiten, worauf die übrigen folgen und der Verkehr sich allmählich wieder herstellt. Neuerdings (1911) hat übrigens Santschi durch aufmerksame Beobachtung mit der Lupe festgestellt, dass viele Ameisen ihre Spur aktiv markieren, indem jedes Individuum von Zeit zu Zeit stehen bleibt und ein winziges, wahrscheinlich den Analdrüsen entstammendes Sekrettröpfchen auf dem Boden deponiert. Über die Flüchtigkeit, bezw. die Zähigkeit des Festhaftens des Spurgeruches gewann ich selbst auf folgende Weise einige Anhaltspunkte: Ich ließ Ameisen (*Lasius niger*) durch ein System kommunizierender Glasröhren wandern, schaltete dann einzelne Röhren für eine bestimmte Zeit aus und sodann wieder ein. Ich fand, dass der Spurgeruch der aus dem Verkehr ausgeschalteten Röhre noch nach 2, 4 und 8 Stunden in fast unverminderter Stärke anhaftete; auch durch Ausblasen mit dem Munde, ja selbst durch 5 Minuten langes Auswaschen in kaltem Wasser wurde er nicht völlig entfernt. Um eine vollständige Verkehrsunterbrechung zu bewirken, musste ich das Lumen der Röhre nach der Spülung mit Watte ausreiben!

Nach alledem sollte man denken, dass die Orientierung auf Geruchsspuren ein sehr einfacher, vielleicht gar reflektorischer Vorgang sei. Nun hat aber Bethe (l. c.) im Jahre 1898 die merkwürdige Entdeckung gemacht, dass die Ameisen nicht allein die Spur als solche, sondern auch die beiden Richtungen derselben anscheinend unmittelbar zu unterscheiden vermögen, und zwar nicht etwa mit Hilfe zufälliger Nebenwahrnehmungen anderer Sinne (z. B. Wahrnehmung der Lichtrichtung), sondern auf rein olfaktivem Wege. Infolge dieser wichtigen Entdeckung Bethe's gestaltete sich die Frage der Orientierung auf Geruchsspuren zu einem der schwierigsten und umstrittensten Probleme der Insektenpsychologie.

Bethe leitete eine Fährte von *Lasius niger*, die zu einem Blattlausstrauch führte, über drei aufeinanderfolgende schmale Brettchen, a, b und c:

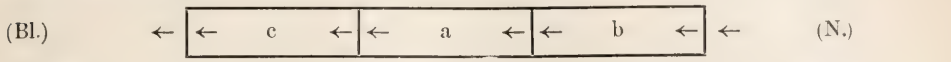



Drehte er nun eines dieser Brettchen (z. B. b) rasch um 180°,

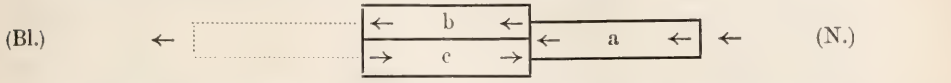



so entstand an den beiden Grenzen des Drehstückes jedesmal eine sehr deutliche Verkehrsstörung, ähnlich wie im Bonnet'schen Versuch, obschon ja durch das Drehungsmanöver die Spur als solche nicht unterbrochen wurde. Dagegen bewirkte die bloße Vertauschung

der Brettchen keine Verkehrsstörung, so lange dieselben nicht gleichzeitig auch gedreht wurden:




Nun legte Bethe die Brettchen b und c nebeneinander, und zwar b nicht gedreht, c um 180° gedreht:




Die Folge war natürlich einmal eine komplette Verkehrsunterbrechung an der Stelle, wo c früher gelegen hatte, seitens der von den Blattläusen heimkehrenden Ameisen. Die vom Nest her auf dem Teilstück a ankommenden Ameisen hingegen gingen von a sämtlich auf das nicht gedrehte Teilstück b über, suchten an dessen Ende eine Weile nach der unterbrochenen Spur und wanderten dann auf c wieder nach a zurück. Daselbst neue Verwirrung, abermaliges Übergehen nach b, wiederum Zurückwandern auf c u. s. w., „wie in einem Circulus vitiosus gefangen".

Aus diesen merkwürdigen Resultaten seiner Experimente glaubte Bethe den Schluss ziehen zu müssen, dass die chemischen Duftteilchen der Ameisenspur eine polare Anordnung besitzen, so zwar, dass alle in der Richtung vom Nest nach den Blattläusen verlaufenden Spuren negativ polarisiert seien, alle in der umgekehrten Richtung (nestwärts) führenden dagegen positiv polarisiert. Die olfaktive Rezeption dieser Polarisation sollte dann in den Ameisen einen „Chemoreflex" auslösen, welcher sie zwingen würde, die verschiedenen Fährten stets nur im Sinne ihrer „Polarität" zu verfolgen.

Die Bethe'sche Polarisationshypothese hat indessen trotz ihrer bestechenden Einfachheit bei den Kennern des Ameisenlebens ebensowenig Anklang gefunden, wie die übrigen nihilistischen Anschauungen dieses Autors über das psychische Leben der Insekten. Sie wurde insbesondere durch Wasmann[22]) als theoretisch wie sachlich gleichermaßen unbegründet vollständig widerlegt. Auf die scharfsinnige und gründliche Beweisführung Wasmann's brauche ich hier nicht näher einzugehen, da Bethe's Polarisationslehre, wie seine Reflextheorie überhaupt, längst von allen Forschern verlassen ist und heute nur noch historisches Interesse besitzt. Nur ein Hauptpunkt der Wasmann'schen Kritik sei hier wenigstens angedeutet, die Tatsache nämlich, dass ja die Ameisen auf ihren Geruchsfährten stets in beiden Richtungen verkehren, so dass somit eine beim Hinweg allenfalls entstandene Polarisation der

22) Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. II. Aufl. — Schweizerbart'scher Verlag (E. Nägele), Stuttgart 1909.

„Hinspuren“ durch die umgekehrt polarisierten „Rückspuren“ der heimkehrenden Ameisen vorweg wieder aufgehoben würde; — es sei denn, dass die beiden Spuren stets säuberlich getrennt nebeneinander herlaufen würden. Das ist aber keineswegs der Fall; vielmehr überkreuzen und überlagern sich auf dem sehr schmalen Terrainstreifen natürlich Tausende von Hin- und Herspuren in wirrem Durcheinander.

Wasmann's Erklärung des Bethe'schen „Polarisationsphänomens“ gipfelt in der Annahme, dass die Ameisen imstande seien, die „Geruchsform“ ihrer Fußspuren zu unterscheiden. Dieselbe müsste natürlich für die hin- und zurückführenden Spuren verschieden sein (d. h. eine verschiedene Richtung haben), da die Stellung der Füße in beiden Fällen eine entgegengesetzte ist. Nimmt man nun außerdem noch an, dass die Hinspuren wahrscheinlich einen gewissen Nestgeruch, die Rückspuren dagegen mehr einen Blattlausgeruch an sich haben, so wären durch eine solche Kombination zweier verschieden gerichteter Spurformen mit zwei verschiedenen Geruchsqualitäten die beiden Richtungen der Fährte allerdings unmittelbar eindeutig erkennbar. Die Sache wäre dann nämlich, um ein Gleichnis aus unserer Sinneswelt zu gebrauchen, ungefähr so, wie wenn auf einer Landstraße alle von der Stadt nach dem Dorfe wandernden Passanten mit roter Farbe angestrichene Schuhe anhätten und somit rote, dorfwärts gerichtete Fußabdrücke hinterlassen würden, alle in der umgekehrten Richtung wandernden Leute dagegen blaue (Fig. 4).

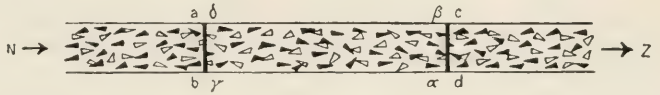



Fig. 4. Schema zur Veranschaulichung der „Fußspurentheorie“ von Wasmann: Das Mittelstück der Fährte $NZ$: $\alpha\ \beta\ \gamma\ \delta$ ist um 180° gedreht. Weiße Keile: Die mit Nestgeruch behafteten „Hinspuren“. Schwarze Keile: Die nach Futter duftenden „Rückspuren“. Die bei a b, bezw. c d vor dem Drehstück ankommenden Ameisen treffen dort plötzlich verkehrt stehende „Geruchsformen“ (Hin- und Rückspurformen) an. — (Aus Brun, Raumorientierung der Ameisen.)

Es ist ohne weiteres zuzugeben, dass diese „Fußspurentheorie“ Wasmann's (wie wir sie nennen wollen) sämtliche von Bethe beobachteten Erscheinungen in befriedigender Weise erklärt. Bedenkt man aber anderseits, dass die Gehspur einer Ameise sechsfüßig ist und dass auf einer vielbegangenen Fährte nicht zwei, sondern Tausende von solchen sechsfüßigen Einzelspuren sich in wirrem Durcheinander überlagern, so wird man zugeben müssen, dass der Wasmann'sche Erklärungsversuch doch zum mindesten ein sehr gewagter und gekünstelter ist.

Noch anders, wiewohl ebenfalls auf der Grundlage seiner topochemischen Theorie, suchte Forel das Bethe'sche Phänomen zu erklären. Im Gegensatz zu Wasmann verlegt er das Hauptgewicht nicht auf die Spur selbst, sondern auf den benachbarten Raum links und rechts neben der Spur und stellt sich vor, dass die Ameisen bei häufiger Begehung einer bestimmten Fährte von den sukzessive angetroffenen Gegenständen links und rechts der Spur allmählich eine gewisse Summe assoziierter topochemischer Engramme gewinnen werden. Sie werden, mit anderen Worten, allmählich eine förmliche „Geruchskarte" ihres Weges aufnehmen, mit deren Hilfe sie sich jederzeit darüber orientieren können, was links und rechts, was vorn und hinten ist und sie werden also, wenn man nun plötzlich eine Teilstrecke des Terrains um 180° dreht, offenbar „eine plötzliche Umkehrung des Raumes verspüren, die sie notwendig desorientieren muss", da jetzt die Reihenfolge der links und rechts angetroffenen Geruchsformen sich nicht mehr in Übereinstimmung befindet mit der in ihrem Gedächtnis engraphierten Sukzession.

Auch durch diese geistreiche Theorie wird m. E. das Zustandekommen des Bethe'schen Phänomens nicht in allen Fällen erklärt. Denn wenn es auch zweifellos richtig ist, dass die Ameisen auf ihren Reisen von der sukzessive wechselnden allgemeinen Beschaffenheit des Bodens, über welchen sie gewandert sind[23]), vielleicht auch von gewissen, besonders charakteristischen Örtlichkeiten topochemische Engramme fixieren, so ist doch schwer einzusehen, wie eine sukzessive Engraphie zahlreicher differenter Einzelengramme auch unter den künstlich vereinfachten Bedingungen des Bethe'schen Versuchs zustande kommen soll, wo die Spur über drei ganz gleichartige homogene Brettchen führte.

Diese kritischen Bedenken, die ich sowohl der Wasmann'schen wie der Forel'schen Deutung des Spurdrehungsphänomens entgegenhalten musste, veranlassten mich, die merkwürdige Erscheinung unter variablen Versuchsbedingungen nochmals nachzuprüfen und genauer zu analysieren. Ich ging dabei von den folgenden Überlegungen aus:

Falls die Ameisen wirklich, wie Wasmann annimmt, die Geruchsform ihrer Fußspuren zu unterscheiden vermögen, so müssten sie offenbar auch imstande sein, die beiden Richtungen ihrer Fährte augenblicklich, vom Fleck weg, wo man sie hinsetzt, zu erkennen, und zwar ganz gleichgültig, ob sie die betreffende Fährte von früheren Gängen her „kennen" oder nicht. Hätte dagegen Forel recht, so wäre die Richtungsunterscheidung den Ameisen natürlich nur auf solchen Fährten möglich, welche sie von früher

23) Ich werde hierfür weiter unten noch nähere Beweise anführen.

her kennen, nicht aber auf solchen, die sie früher nie begangen haben (da sie ja keine Engramme von solchen besitzen). Aber auch auf „bekannten Fährten" wäre ihnen die Entscheidung zwischen den beiden Richtungen jedenfalls nicht sofort, vom Fleck weg, wo man sie hinsetzt, möglich, sondern sie wären zweifellos genötigt, durch kurzes Hin- und Herwandern in beiden Richtungen zunächst den Gang der topochemischen Sukzession festzustellen.

Meine Versuche, die ich in ihrer Gesamtheit als den „mnemischen Versuch" bezeichnet habe, bestanden demnach im Prinzip darin, dass ich Ameisen auf irgendeinen Punkt bald einer ihnen im obigen Sinne „bekannten", bald einer sicher unbekannten Fährte setzte und nun beobachtete, ob und auf welche Weise sie eine

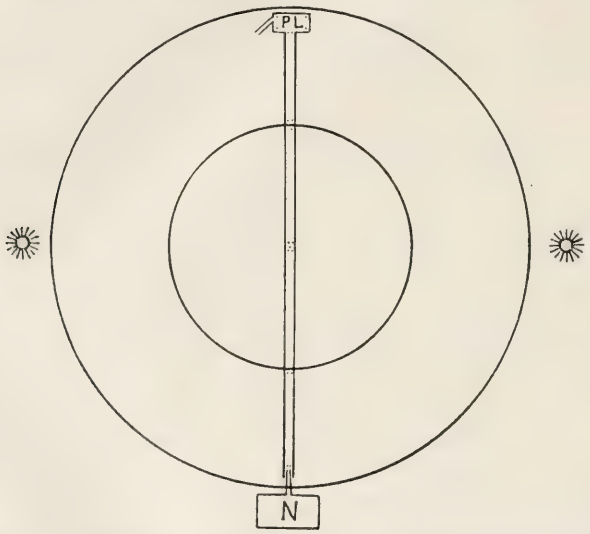



Fig. 5. (Aus Brun, Raumorientierung der Ameisen.)

Richtungsentscheidung zu treffen imstande waren. Zu diesem Zwecke teilte ich eine Kolonie der glänzend schwarzen *Lasius fuliginosus* (eine Art, die sich fast ausschließlich auf Geruchsfährten bewegt) in zwei getrennte Abteilungen A und B. Die Abteilung A kam in einen provisorischen Behälter, aus dem ich nach Bedarf Ameisen und Brut entnehmen konnte. Die Abteilung B dagegen etablierte ich in einem künstlichen Beobachtungsnest (*N*) dessen gläserne Ausgangsröhre auf den Anfang einer 1 m langen schmalen Papierbrücke mündete (Fig. 5). Diese Brücke verlief quer über den Mittelpunkt eines nach meinen Angaben konstruierten kreisrunden Experimentiertisches zu einer kleinen Plattform (*Pl*), auf welcher ich den Ameisen nach Bedarf Honig reichte. Der zentrale Kreis des Tisches samt dem über ihn führenden Brückenstück konnte für sich gedreht werden.

Um eine rein olfaktorische Orientierung zu haben, musste ich natürlich alle übrigen Orientierungsmöglichkeiten durch geeignete Maßnahmen sicher ausschließen, in erster Linie die optische Orientierung. Dies geschah erstens dadurch, dass ich in einem Dunkelzelt arbeitete, dessen gleichmäßig schwarze Wände und Gewölbe keinerlei visuelle Anhaltspunkte boten und zweitens durch „bipolare" Beleuchtung, indem ich statt einer Lichtquelle deren zwei an genau symmetrischen Punkten links und rechts am Tische (quer zur Achse der Brücke) aufstellte. Bei dieser Versuchsanordnung ist es klar, dass eine von der Mitte der Brücke abgehende Ameise in beiden Augen streng symmetrische Lichteindrücke empfangen muss, deren sinnliche Lokalisation sich gleichbleibt, ob sie nun in der Richtung *N* oder in der entgegengesetzten Richtung läuft; mit anderen Worten die Orientierung wird hinsichtlich der sinnlichen Lokalisation der Lichtquelle zweideutig bestimmt sein und keinerlei Indikation der relativen Richtungen gewähren.

Die Ameisen zögerten nicht, eine lebhaft begangene „Futterfährte" zu dem Honig auf *Pl* zu etablieren. Nun führte ich die oben angedeuteten Versuche wie folgt aus:

I. 1. Ich fing Ameisen, die eben, vom Honig gesättigt, nach dem Nest zurückkehren wollten, bei *Pl* vermittelst eines Bleistifts ab und ließ sie von dessen Spitze auf die Mitte der Brückenfährte absteigen, und zwar in der falschen Richtung, d. h. gegen *Pl*. Resultat: Alle Ameisen behielten diese falsche Richtung zunächst noch eine Strecke weit bei. Nach einer Weile aber stutzten sie, schwankten ein- oder mehrmals, indem sie kurze Schleifen nach beiden Richtungen beschrieben und kehrten dann schließlich definitiv nestwärts um. Sie benahmen sich also genau so, wie wir es nach der Forel'schen Hypothese erwartet hatten: Als ob sie den Gang der topochemischen Sukzessionen feststellen wollten.

2. Ich lasse die Ameisen näher beim Nest auf die Brücke absteigen. Gleiches Resultat, doch erfolgt jetzt die Umkehr aus der falschen Richtung viel früher als von der Mitte aus.

3. Abstieg von der Mitte in der Richtung *N*: Die im Versuch 1 beobachteten Schwankungen werden zumeist vermisst; die Ameisen verfolgen die gute Richtung anfangs zögernd, dann immer sicherer bis zum Nest.

II. Ich wiederholte die gleichen Versuche mit Ameisen aus der Abteilung A, denen also die Brücke vollständig „unbekannt" (im Sinne Forel's) sein musste. Um eine eindeutige Reaktion zu haben, benutzte ich aber zu diesen Versuchen nur solche Ameisen, die gerade eine Larve trugen, denn diese können selbstverständlich nur ein Ziel haben: Das schützende Nest. Resultat: Diese Ameisen benahmen sich genau ebenso wie die Ameisen B, d. h.

auch sie erkannten, nach anfänglichem Falschgehen, regelmäßig ihren Irrtum und korrigierten nach *N*. Folglich kann diese olfaktorische Richtungsunterscheidung nicht auf dem Vorhandensein einer topochemischen Engrammsukzession beruhen, wie es anfangs den Anschein hatte. Aber auch Wasmann hat Unrecht, denn diese Richtungsunterscheidung erfolgte in keinem einzigen Falle unmittelbar vom Fleck weg, wo die Ameisen hingesetzt wurden, sondern erst nach Zurücklegung einer gewissen Wegstrecke und eventuell unter wiederholtem Schwanken zwischen beiden Richtungen.

III. Nunmehr ersetzte ich den Honig auf der Plattform durch eine große Menge Larven, welche die Ameisen sofort ins Nest abzuholen begannen. Nach einigen Stunden war der Larventransport noch in vollem Gange. Ich wiederholte die verschiedenen Varianten des mnemischen Versuchs und war überrascht zu sehen, dass jetzt alle in der falschen Richtung abgestiegenen Ameisen diese falsche Richtung bis zur Plattform beibehielten, ohne unterwegs jemals zu schwanken oder gar zu korrigieren, mit anderen Worten, dass auf Fährten, über welche längere Zeit Brut getragen wurde, eine olfaktorische Richtungsindikation vollständig zu fehlen schien. Das wurde noch deutlicher, als ich nun die Larven, anstatt von der Plattform, von der Mitte der Fährte abholen ließ: Die vom Nest her bei dem Larvenhaufen ankommenden Ameisen stutzten, stiegen auf den Larven herum, ergriffen schließlich eine und wollten mit ihr nach Hause eilen. Gut die Hälfte gingen aber nach der falschen Seite ab, gelangten zur Plattform, wo sie lange nach dem Nesteingang suchten und kehrten dann erst nestwärts um oder verirrten sich gänzlich[24]).

Nun brachte ich an der einen Seite der Brücke eine 5 mm hohe Brüstung aus steifem Papier an, so zwar, dass die vom Nest zur Plattform wandernden Ameisen dieses Geländer links hatten, die heimkehrenden Ameisen dagegen zur Rechten. 3 Tage ließ ich diese Versuchsanordnung bestehen und wiederholte sodann den Versuch des „Larvenabholens aus der Mitte". Und siehe da! Diesmal ging nur etwa ein Viertel bis ein Fünftel der Ameisen aus der Mitte nach der falschen Seite ab und auch von diesen falsch gegangenen korrigierten die meisten, sobald sie zufällig mit dem Fühler ans Geländer stießen. Sie stutzten dann, traversierten schräg zur geländerfreien Seite hinüber, stutzten abermals und kehrten um! Der merkwürdige Vorgang wiederholte sich so konstant, dass ein Zufall vollkommen auszuschließen ist. Die Probe

24) Ich erinnere hier nochmals, dass sämtliche Versuche im Dunkelzelt unter bipolarer Beleuchtung ausgeführt wurden.

aufs Exempel erhielt ich übrigens sofort, als ich das Geländer mit der Schere wieder abschnitt: Sofort gingen wieder 50% der Ameisen falsch und keine einzige stutzte unterwegs oder kehrte um. Dieser Versuch beweist somit, dass die Ameisen die topochemischen Eindrücke ihrer linken Körperseite von denjenigen der rechten unterscheiden und dass sie auch imstande sind, solche konstant einseitig lokalisierten Eindrücke mit der entsprechenden Wegrichtung zu assoziieren, bezw. die Wegrichtung daraus zu erkennen.

Diese verschiedenen Varianten des mnemischen Versuchs haben uns über die Natur des Bethe'schen Phänomens eigentlich mehr negative Aufklärung gebracht, neben einigen positiven Hinweisen. Wir wissen jetzt, dass diese geheimnisvolle Richtungsindikation nicht vom Fleck weg, sozusagen von Millimeter zu Millimeter, entsteht, dass sie (auf gleichförmig begrenzter Fährte) nicht auf dem Vorhandensein einer topochemischen Engrammsukzession beruht, dass sie näher beim Nest rascher zustande kommt als in der Mitte der Fährte und endlich, dass sie auf Fährten, über welche längere Zeit Brut getragen wurde, vollständig fehlt.

Zum Zwecke einer weiteren Aufklärung der Erscheinung wiederholte ich nun auf meiner Brückenfährte auch die Bethe'schen Drehungsexperimente, und zwar einerseits auf der „Futterfährte", andererseits auf der „Brutfährte", mit folgenden Modifikationen: Ich legte auf das Nestende und auf das Plattformende der Brücke gleichbreite mobile Papierstreifen von sukzessive zunehmender Länge. Nachdem sich der Verkehr notgedrungen seit einigen Stunden über diese Hindernisse wieder hergestellt hatte, drehte ich erstens jeden Streifen an Ort und Stelle um 180°, sodann vertauschte ich beide Streifen miteinander, bald um 180° gedreht, bald nicht gedreht. Es wurde jedesmal an beiden Orten beobachtet, ob eine Verkehrsstörung eintrat oder nicht und der Grad derselben zahlenmäßig (nach den Reaktionen der 12 ersten bei den Drehstücken ankommenden Ameisen) festgestellt, wobei ich vier verschiedene Grade des Stutzens unterschied. So erhielt ich eine fortlaufende Serie zahlenmäßiger Belege, aus deren Vergleichung im wesentlichen folgendes hervorgeht:

1. Es zeigte sich, wie im mnemischen Versuch, dass das Bethe'sche Phänomen auf der „Brutfährte" vollständig negativ ist, indem alle Ameisen sowohl die an Ort und Stelle gedrehten als die miteinander vertauschten Streifen stets passierten, ohne im geringsten zu stutzen.

2. Dagegen ist das Phänomen auf der Futterfährte allerdings durchweg positiv, jedoch mit folgenden wichtigen Besonderheiten:

a) Im Gegensatz zu Bethe's Angaben kam eine starke Reaktion auch dann zustande, wenn der Neststreifen mit dem Plattformstreifen ohne Drehung vertauscht wurde[25]).

b) Die Reaktion nimmt zu mit zunehmender Länge des gedrehten Spurabschnittes;

c) sie fällt stärker aus nach Vertauschung der (gedrehten) Teilstücke als nach bloßer Drehung derselben an Ort und Stelle;

d) sie ist am Nestende der Fährte um das Vielfache intensiver als am Futterende;

e) und endlich reagieren die vom Nest zum Futter wandernden Ameisen an beiden Orten stets viel intensiver als die heimkehrenden Ameisen.

M. H.! Alle diese Tatsachen lassen sich m. E. in befriedigender Weise nur durch die Annahme erklären, dass der Geruchskomplex der Ameisenspur im Verlaufe seiner Kontinuität ein sukzessives Intensitätsgefälle gewisser Komponenten aufweist, und zwar wahrscheinlich nach beiden Richtungen: Beim Ausgehen vom Neste verschleppen Tausende von Ameisen den Nestgeruch an den Füßen und Fühlern in sukzessive abnehmender Intensität in der Richtung des Zieles, und umgekehrt verschleppen die heimkehrenden Ameisen den Honiggeruch in abnehmender Stärke nestwärts. Die Fährte wird also in der Nähe des Nestes starken Nestgeruch und keinen oder nur schwachen Honiggeruch aufweisen, während in der Nähe des Zieles das Umgekehrte der Fall sein wird. Dreht man nun — sagen wir in der Nähe des Nestes — ein Teilstück der Fährte um 180°, so werden die vom Nest her bei demselben ankommenden Ameisen plötzlich eine starke Intensitätsschwankung wahrnehmen, die natürlich um so stärker ist, je länger das gedrehte Teilstück ist. Betreten sie aber das Drehstück trotzdem, so werden sie bei weiterer Verfolgung der Fährte anstatt zunehmenden Honiggeruchs wieder zunehmenden Nestgeruch verspüren, was sie vollends desorientieren muss. In der Nähe des Zieles liegen die Verhältnisse ähnlich mit Bezug auf den Honiggeruch, doch dürfte dieser letztere sich der Fährte mit viel geringerer Intensität mitteilen, als der Geruch des Nestes, in dem sich die Ameisen den größten Teil des Tages über aufhalten. Auch werden die Ameisen in der Nähe des Zieles nicht mehr in dem Maße fähig sein, auf kleinste Intensitätsschwankungen zu reagieren wie beim Nest, teils wegen direkter Ermüdung der Geruchsorgane, teils weil sie, nach Zurücklegung des größten Teiles des Weges, ihrer Sache nunmehr sicherer geworden sind. So erklärt sich die viel geringere Reaktion der Ameisen in der

25) Dieser Widerspruch mit Bethe's Resultaten dürfte sich so erklären, dass bei meinen Versuchen die beiden Teilstücke viel weiter auseinanderlagen als in den Bethe'schen Experimenten.

Nähe des Zieles, verglichen mit der Reaktion beim Nesteingang. In noch höherem Maße wird das zuletzt erwähnte mnemische Moment sich bei den heimkehrenden Ameisen geltend machen, denn diese alle haben ja die gesamte Strecke schon einmal beim Hinweg durchmessen und dürften daher im Besitze gewisser aktueller Engramme sowohl von der allgemeinen topochemischen Beschaffenheit der Fährte als von deren Länge sein. Sie haben es daher nicht mehr nötig, die Spur so sklavisch mit den Antennen zu verfolgen wie beim Hinwege und so werden ihnen feinere Intensitätsschwankungen in der Zusammensetzung des Spurgeruches leicht entgehen. Daher die geringe Reaktion der heimkehrenden Ameisen auf die Spurdrehung.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse auf der „Brutfährte". Hier wird der Zielgeruch (in diesem Falle also der Larvengeruch) nicht bloß in Gestalt spärlicher Geruchspartikel auf die Spur verschleppt, sondern die Fährte wird, infolge des Transportes der Larven, mit diesem Zielgeruch in gleichmäßiger und originärer Stärke gleichsam bestrichen. Die Fährte wird daher in allen ihren Abschnitten allmählich einen vollkommen homogenen Brutgeruch annehmen, welcher den Nestgeruch um so eher übertäuben wird, als dieser letztere, infolge der Gegenwart von vielen tausend Larven im Neste, im wesentlichen wohl selbst einen „Brutgeruch" darstellt und welcher weder in der einen noch in der anderen Richtung ein merkliches Intensitätsgefälle darbieten wird. —

Damit haben wir das geheimnisvolle Spurdrehungsphänomen, wie ich glaube, in einfacher und befriedigender Weise erklärt, — ohne Herbeiziehung eines physiologisch unfassbaren, mystischen Prinzips, wie es die Bethe'sche „Polarisation" im Grunde ist und ohne andererseits den Ameisen irgendwelche außerordentlichen sinnlichen oder psychischen Fähigkeiten zuzuschreiben. Glauben Sie aber nicht, dass die Frage der Orientierung auf Geruchsfährten damit erschöpft sei; — der olfaktorische Faktor ist nur eine, allerdings sehr wesentliche Komponente dieses verwickelten Mechanismus, welche nötigenfalls für sich allein zur Indikation der relativen Richtungen ausreicht. Die übrigen Faktoren, welche hier noch eine Rolle spielen, werden wir bei der Orientierung auf Einzelwanderung kennen lernen, deren experimenteller Analyse wir uns nunmehr zuwenden wollen.

### 2. Die Orientierung auf Einzelwanderung.

Die Rolle des Geruchssinnes bei der Orientierung der Ameisen wurde früher im allgemeinen überschätzt, obschon man längst wusste, dass es sogar gewisse Formen der Massenorientierung gibt, bei welchen dieser Sinn von sekundärer Bedeutung zu sein scheint.

So versagt z. B. der Bonnet'sche Fingerversuch auf den Heerstraßen der roten Waldameise (*Formica rufa*) vollkommen. Bei der gleichen Art blendete Forel die Fazettenaugen, indem er sie mit schwarzem Lack überzog; er fand, dass die so behandelten Tiere die größte Mühe hatten, die Ameisenstraße zu verfolgen und alle Augenblicke seitwärts abirrten. Forel[26]) sowie Fabre[27]) berichten ferner übereinstimmend, dass die von ihren Raubzügen heimkehrende Armee der Amazonenameise (*Polyergus rufescens*) durch Abschwemmen des Bodens mit dem Wasserstrahle in der Einhaltung ihrer Richtung keineswegs beeinträchtigt wird. Auch Miss Fielde[28]), die Ameisen auf der Heimkehr durch Unterwassersetzen des Bodens zum Schwimmen zwang, konstatierte die gleiche Erscheinung. Wasmann (l. c.) wies in seiner Kritik der Bethe'schen Polarisationstheorie unter anderm auch auf die Saisonumzüge der *Formica sanguinea* hin, welche keineswegs auf einer schmalen Fährte erfolgen. Alle diese Autoren kamen zu dem Schlusse, dass, zum mindesten bei den genannten Arten, auch der Gesichtssinn, bezw. ein gewisses Maß von visuellem Ortsgedächtnis, bei der Orientierung wesentlich beteiligt sei.

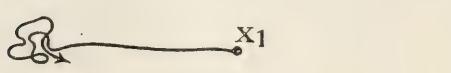


Fig. 6.

Man wusste ferner längst, dass Ameisen sehr oft auch einzeln vom Nest ausgehen und dass sie dabei oft sogar recht weite Wanderungen unternehmen; man setzte aber ohne weiteres voraus, dass diese Einzelgänger auf ihrer eigenen Hinspur zum Neste zurückfinden. Diese durch nichts begründete Annahme wurde dann durch den französischen Psychologen H. Piéron[29]) zum ersten Male experimentell widerlegt.

Piéron fing einzeln wandernde Ameisen auf der Heimkehr zum Nest bei irgendeinem Punkt $x$ ab und versetzte sie mehrere Meter seitwärts, auf einen Punkt $x_1$ (Fig. 6):

Die so transportierten Ameisen setzen ihre Reise ruhig fort, jedoch nicht mehr in der Richtung des Nestes, sondern in einer Richtung, welche der vor dem Transport eingehaltenen genau parallel ist und noch ungefähr so weit, als der Distanz ($x$—$N$) entspricht, die sie, ohne Transport, noch bis zum Neste hätten zurücklegen müssen. Dann beginnen

26) Forel, Fourmis de la Suisse, Genève 1874.

27) Fabre, Souvenirs entomologiques II; Paris, Délagrave 1879.

28) Fielde, Experiments with ants induced to swim. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1903.

29) Piéron, Du rôle du sens musculaire dans l'orientation des Fourmis. Bull. Inst. gén. Psychol. 1904.

sie wirre „konzentrische Kurven“ zu beschreiben, als ob sie das Nest suchen wollten. Mit anderen Worten: Die Ameisen verhalten sich nach dem seitlichen Transport genau so, als ob sie einen inneren Kompass hätten, an dem sie die absolute Richtung ihrer Orientierung ablesen könnten und als ob sie einen Schrittmesser (Podometer) besäßen, der ihnen die noch zurückzulegende Distanz in Streckendifferenzen anzeigen würde.

Von dieser interessanten Erscheinung ausgehend hat dann der algerische Ingenieur V. Cornetz[30]) die Einzelwanderung bei Ameisen eingehend studiert. Er bediente sich dabei der graphischen Methode, indem er die von den Ameisen beschriebenen Kurven jeweilen dicht hinter den Tieren im Terrain markierte, sodann aufs Genaueste ausmaß und in verkleinertem Maßstab in einen geometrischen Plan einzeichnete. Er erhielt so überaus exakte Bilder der gesamten Reise mit allen Einzelheiten ihres Verlaufs. Das erste, was Cornetz feststellte, war die Tatsache, dass die Einzelwanderer nicht auf einer Geruchsspur gehen, denn man kann den ganzen Boden vor ihnen her ausgiebig mit dem Besen bearbeiten, ohne dass sie davon im geringsten Notiz nehmen. Die Reise ist kein regelloses Umherirren, sondern sie lässt gewöhnlich eine bestimmte Hauptrichtung erkennen, zu welcher das Tier nach vorübergehenden seitlichen Abschweifungen immer wieder mit bemerkenswerter Genauigkeit zurückkehrt. Die Rückkehr zum Nest erfolgt niemals auf der „Hinspur“, sie verläuft jedoch in der Nähe derselben und ist ihr im großen ganzen parallel. Selten kommt es vor, dass eine Ameise im Verlaufe der Reise nacheinander zwei (oder drei) verschiedene Hauptrichtungen einschlägt, die dann meist senkrecht aufeinander stehen. Bei der Rückkehr wird das so entstandene Dreieck oder Polygon nie direkt vermittelst der Diagonale geschlossen, sondern die verschiedenen Hauptachsen werden sukzessive in der umgekehrten Reihenfolge und auf ungefähr gleiche Distanzen wieder aufgenommen. Hat sich die Ameise dem Nest wieder bis auf eine gewisse (wechselnde) Distanz genähert, so verlässt sie in der Regel die meist etwas fehlerhafte Hauptrichtung plötzlich an irgendeinem Punkte und korrigiert genauer nach $N$; meist schießt sie jedoch etwas am Ziele vorbei, wodurch eine neue Korrektur nötig wird; der gleiche Vorgang kann sich noch einige Male wiederholen, so dass die Ameise das Nest in immer engeren konzentrischen Kurven umkreist, bis sie schließlich genau den Nesteingang trifft. Interessant ist dabei, dass diese Korrekturen von den betreffenden Punkten aus (aber nur von diesen!) immer in der gleichen Richtung erfolgen: Ver-

30) Cornetz, Trajets de fourmis et retours au nid. Mémoires de l'Institut gén. Psychol. 1910.

setzt man beispielsweise eine Ameise, die von $Y$ nach $Z$ (Fig. 7) korrigiert hat, wieder nach $Y$ zurück, so läuft sie wieder nach $Z$, bringt man sie aber auf irgendeinen Punkt der Strecke zwischen $Y$—$Z$, so läuft sie in einer beliebigen anderen Richtung[31]).

Was den Piéron'schen Parallellauf betrifft, so will Cornetz denselben selbst im tiefsten Waldesschatten, sowie nach Transport aus der Sonne in den Schatten, oder umgekehrt, beobachtet haben. Dagegen versagt die Erscheinung meist vollständig, wenn der Transport auf einen dem früheren ganz unähnlichen Boden (z. B. von Sandboden auf eine Wiese) erfolgt, — m. E. ein Beweis, dass die Ameisen auf ihren Wanderungen die allgemeine Bodenbeschaffenheit engraphieren. Nach primärem Transport vom Nest weg fand Cornetz die Ameisen stets vollständig desorientiert, mit Ausnahme eines einzigen Falles, der sich folgendermaßen verhielt: Eine Ameisenfährte überquerte in schräger Richtung eine Landstraße; das Nest befand sich unter einem Randstein des Trottoirs. Als Cornetz einige Tage später den Ort wieder aufsuchte, war diese Fährte eingegangen. Er nahm nun einige Ameisen direkt beim Nesteingang und setzte sie mitten auf die Landstraße, einige Meter seitlich von der früheren Fährte. Die Tiere liefen sofort zum Randstein zurück und zwar in einer Richtung, welche der alten Fährte genau parallel war, und am Randstein angekommen bogen sie nach links ab, genau wie auch jene Fährte verlaufen war. —

Fig. 7.

So tüchtig und gewissenhaft sich Cornetz als Beobachter erwiesen hat, so ratlos ließen ihn die von ihm beobachteten Tatsachen bezüglich ihrer Deutung. Der Piéron'sche Parallellauf und die Konstanz der Reiserichtung sind für ihn Rätsel, die uns zur Annahme eines uns noch ganz unbekannten Richtungssinnes zwingen sollen. Und so stellt Cornetz denn allen Ernstes die folgenden erstaunlichen Behauptungen auf:

Die Orientierung der einzeln wandernden Ameise sei im Prinzip gänzlich unabhängig von irgendwelchen sinnlichen Anhaltspunkten in der Außenwelt, — sie erfolge vielmehr kraft eines unbekannten, absoluten, inneren Richtungssinnes, einer Richtungsangabe, welche während der Hinreise im Sensorium des Tieres entstehe und ihm erlaube, eine früher einmal innegehaltene absolute Richtung des Raumes jederzeit (selbst nach Tagen) wieder aufzunehmen.

---

31) Cornetz, La connaissance du monde environnant son gîte pour une fourmi d'espèce supérieure. Revue des Idées 1912.

Diese Lehre, die schon erkenntnistheoretisch völlig unhaltbar ist, wurde in neuester Zeit von Dr. Santschi[32]), einem in Tunis lebenden Myrmekologen, aufs heftigste angegriffen und durch glänzende Gegenexperimente vollständig widerlegt.

Für Santschi stand es von vornherein fest, dass jede orientierte Lokomotion sich auf irgendwelche in der Außenwelt wirkende Reizquelle beziehen muss. Wenn also eine Ameise nach seitlichem Transport von einem Punkte $x$ nach $x_1$ vom letzteren Ort aus ohne weiteres ihre frühere Richtung wieder aufnimmt, so kann es hierfür logischerweise nur eine Erklärung geben: Nämlich die, dass der bei $x$ wirkende tropische Reizkomplex auch bei $x_1$ in genau der nämlichen räumlichen Beziehung (zum sinnlichen Rezeptor des Tieres) gegenwärtig ist. Ein solcher allgegenwärtiger und an jedem beliebigen Ort aus der gleichen Richtung fallender tropischer Reiz ist z. B. das Licht, speziell das Licht der Sonne. Sollten sich nicht die einzeln wandernden Ameisen nach dem Lichte orientieren? Alles, was wir über die Anatomie und Physiologie des Insektenauges wissen, scheint Santschi zugunsten dieser Hypothese zu sprechen:

Wir haben gesehen, dass die Fazettenaugen hauptsächlich für das Sehen von Bewegungen, d. h. der relativen Ortsveränderungen des Netzhautbildes eingerichtet sind. Wenn dies richtig ist, so scheinen sie aber auch umgekehrt geeignet, bei geradliniger Fortbewegung des eigenen Körpers, große, entfernte stabile Objekte oder entfernte direkte Lichtquellen in ungemein exakter Weise räumlich zu lokalisieren. Da nämlich die schmalkonischen Ommatidien nur den mehr oder minder senkrecht einfallenden Strahlen den Zutritt zur lichtempfindenden Sinnesfläche gestatten, alle schrägen Strahlen dagegen in ihren pigmentumhüllten Wänden absorbieren, so wird sich eine solche Lichtquelle jeweilen nur in wenigen Fazetten abbilden, und zwar wird diese Lokalisation — bei geradliniger Fortbewegung — konstant die nämliche sein, dank der unendlichen Entfernung der Lichtquelle. Mit anderen Worten: um eine bestimmte gerade Richtung einzuhalten, hat das Tier nur dafür zu sorgen, dass das Sonnenbild konstant in die nämlichen Fazetten fällt. Und wenn es sich ferner bei der Rückkehr nun so zur Lichtquelle einstellt, dass deren Bild jetzt ebenso konstant die diametral entgegengesetzten (korrespondierenden) Fazetten des andern Auges trifft, so ist klar, dass sein Rückweg dem Hinweg parallel sein wird und es somit ziemlich genau zum Ausgangspunkte zurückführen muss. Und nun formuliert Santschi aus diesen Prämissen seine geistreiche Theorie wie folgt:

---

32) Santschi, Comment s'orientent les fourmis. Revue Suisse de Zoologie 21, 1913.

Die Fazettenaugen der Ameisen sind gewissermaßen Lichtkompasse, welche den Tieren mit Hilfe einer exakten sinnlichen Lokalisation der Lichtquelle und — bei der Rückkehr — vermittelst sinnlicher Reversion dieses lokalisierten Lichteindruckes auf diametral symmetrische Sinnesflächen eine geradlinige Richtungseinhaltung und eine sichere Rückkehr zum Ausgangspunkte ermöglichen. Der Piéron'sche Parallellauf aber ist nichts anderes als eine virtuelle Orientierung nach der Lichtquelle.

Unter den zahlreichen experimentellen Tatsachen, durch welche Santschi die Richtigkeit seiner „Lichtkompasstheorie" belegt, will ich hier nur seine Spiegelexperimente[33]), als die beweiskräftigsten, hervorheben:

Bei einzeln heimkehrenden Ameisen beschattete Santschi das Terrain durch einen großen Schirm und projizierte sodann das Bild der Sonne vermittelst eines großen Spiegels auf die andere Seite. Der Erfolg war jedesmal der, dass die Tiere sofort umkehrten und so lange in der entgegengesetzten Richtung (also jetzt gerade vom Neste weg) liefen, als Santschi die falsche Sonne einwirken ließ. Drehte Santschi den Spiegel so, dass die falsche Projektion der Sonne nur 90° betrug, so wichen die Ameisen dementsprechend auch nur in einem rechten Winkel aus ihrer Richtung ab. Der Spiegelversuch ergab Santschi selbst auf Ameisenstraßen und mir sogar auf Geruchsfährten (bei *Lasius fuliginosus*) noch positive Resultate, — ein Umstand, der beweist, dass die Lichtorientierung selbst hier noch der ausschlaggebende Indikator der relativen Richtung ist!

Santschi ist übrigens nicht der erste, der die Orientierung nach dem Lichte bei Ameisen nachgewiesen hat; er hat sie aber physiologisch näher begründet. Lubbock[34]) (nachmals Lord Avebury) hatte nämlich schon vor mehr als 30 Jahren gezeigt, dass Ameisen augenblicklich auf ihrem Weg umkehren, wenn man die relative räumliche Lokalisation der Lichtquelle um 180° ändert, sei es durch Umstellung des Lichtes auf die andere Seite, sei es durch Drehung der Unterlage bei feststehendem Licht. Die Ameisen antworten dann sofort mit einer entsprechenden Gegendrehung im umgekehrten Sinne, welche ausbleibt, wenn man die Lichtquelle in geeigneter Weise verdeckt oder wenn die Lichtquelle die Drehung mitmacht. Hätte Bethe diesen letzteren Umstand beachtet, so hätte er nicht, in gänzlicher Missverstehung der Experimente Lubbock's, aus der Erscheinung einen „Drehreflex" gemacht. Gegen

33) Revue Suisse de Zoologie 19, 1911.
34) Ants, bees and wasps. — London 1881.

einen solchen spricht auch die Tatsache, dass blinde Ameisenarten auf Drehungen der Unterlage niemals mit einer Gegendrehung reagieren.

Auf noch anderem Wege gelang es mir selbst, bei Ameisen die Tatsache der Orientierung nach der Sonne nachzuweisen und zugleich zu zeigen, wie exakt der eben geschilderte Mechanismus der sinnlichen Reversion des Lichteindrucks arbeitet. Es war mir aufgefallen, dass die Rückkurve der von mir vermittelst der Cornetz'schen Methode verfolgten Einzelwanderer von der Hinweglinie meist um einen kleinen Winkel nach rechts abwich. Ich ging nun so vor, dass ich eine Ameise, die — fast geradlinig der Sonne entgegen — über einen mit Sand bestreuten Spielplatz wanderte, an einem Punkte $x$ fixierte, indem ich eine kleine runde Schachtel über ihr in den Sand stülpte. Es war genau 3 Uhr nachmittags. Ich ließ die Ameise genau 2 Stunden gefangen. Als ich um 5 Uhr das Schächtelchen wegnahm, saß die Ameise unbeweglich im Zentrum des kleinen Kreises. Sie drehte sich langsam um und wanderte wiederum fast geradlinig über den Sandplatz zurück, in der Richtung des Beetrandes, an dem sich ihr Nest befand. Doch wich ihre Rückweglinie von der Hinkurve um 30° nach rechts ab, d. h. um genau so viele Bogengrade, als die Sonne während der 2 Stunden am Firmament nach links gewandert war (Fig. 8). Ich wiederholte den Versuch, indem ich den Zeitraum der Fixierung variierte: Der Abweichungswinkel der Rückkurve entsprach in allen Fällen dem betreffenden Sonnenwinkel, mit einem Fehler von meist nur $^1/_2$—1 Bogengrad (nur in einem Falle betrug er 6 Bogengrade). — Dass die Ameisen die Zeit ihrer Gefangenschaft und die Tatsache, dass die Sonne inzwischen am Firmament weiter wandert, nicht in Rechnung bringen, ist nicht verwunderlich; — es wäre im Gegenteil wunderbar, wenn sie diesen logischen Schluss machen würden!

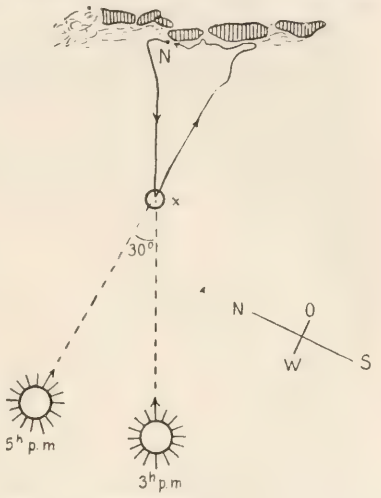



Fig. 8. Nachweis der Orientierung nach der Sonne durch den „Fixierversuch". (Nach Brun, Raumorientierung der Ameisen.)

Ich denke, diese Beobachtungen dürften vollkommen genügen, um die Richtigkeit der Lichtkompasstheorie von Santschi darzutun. Bedarf es da noch positiver Beweise gegen die Cornetz'sche

Lehre von der Existenz eines (erkenntnistheoretisch unmöglichen und physiologisch undenkbaren) absoluten Richtungssinnes? Ich bin indessen im Falle, auch solche positive Gegenbeweise anzuführen, und zwar haben wir dieselben bereits kennen gelernt. Sie erinnern sich an jene Brückenfährte, auf welcher wir das Bethe'sche Polarisationsphänomen analysierten. Wir hatten damals die Möglichkeit der Lichtorientierung vermittelst der Methode der bipolaren Beleuchtung vollständig ausgeschaltet. Trotzdem waren die Ameisen zur Not noch imstande, die beiden Richtungen ihres Weges zu unterscheiden, da ihnen das „Wärmer- und Kälterwerden" des Nestgeruchs noch immer eine gewisse Richtungsangabe vermittelte. Als wir ihnen aber, durch Verwandlung der Futterfährte in eine Brutfährte auch diese letzte Möglichkeit genommen hatten und nun Larven von der Mitte der Brücke abholen ließen, da zeigte es sich, dass die Ameisen vollständig dem Zufall ausgeliefert waren, ob sie in der Richtung des Nestes oder in der entgegengesetzten Richtung aus der Mitte abgingen, denn 50% gingen eben falsch. Dieses Falschgehen von 50% aller Ameisen nach Ausschaltung aller äußeren sinnlichen Orientierungszeichen beweist, dass etwas ähnliches wie ein absoluter innerer Richtungssinn nicht existiert.

Andererseits versagt aber mein „Fixierversuch" gerade bei den mit den besten Augen ausgestatteten und auch psychisch höherstehenden Arten der Gattung *Formica* meist vollständig, indem die Tiere nach der Fixierung ihre frühere Richtung ohne merkbare Abweichung wieder aufnehmen. Auch sonst deutet manches darauf hin, dass diese Ameisen sich auf ihren Einzelgängen meist in viel freierer Weise orientieren als dies mit dem Lichtkompassmechanismus von Santschi vereinbar wäre. Es gelang mir hier auch verhältnismäßig selten, einen typischen Piéron'schen Parallellauf zu erzeugen, namentlich dann nicht, wenn der seitliche Transport nur einige Meter betrug, indem die Ameisen dann nicht selten die seitliche Abweichung durch entsprechendes Traversieren prompt ausglichen. Kurz, man hat den Eindruck, dass die Fernorientierung hier größtenteils durch differenzierte visuelle Komplexe vermittelt wird, vielleicht durch die mehr oder weniger verschwommene Wahrnehmung gewisser entfernter großer Objekte (Bäume, Häuser o. dgl.), mit deren Standort die räumliche Lage des Nestes assoziiert wird. Zugunsten dieser Annahme sprechen auch die Resultate gewisser anderer Experimente, die ich ursprünglich, um den Einfluss kinästhetischer Winkelregistrierungen zu studieren — bei *Formica sanguinea* vornahm. Dieselben bestanden darin, dass ich eine Ameise vom Nest fortjagte und durch Lenken mit den Händen zwang, auf dem oben erwähnten freien Sandplatz einen in bestimmter Weise kurvierten

Weg zurückzulegen, den ich vorher in den Sand gezeichnet hatte. Zu meiner Überraschung kehrten die Ameisen nach Absolvierung eines solchen „Zwangslaufes" stets ohne weiteres und auf der direktesten Linie zum Neste zurück, obwohl der Endpunkt, wo ich sie freigab, oft recht weit, 20—34 m, vom Nest entfernt war. Und zwar erfolgte die Rückkehr nach rechtwinkligem (zweiachsigem) Zwangslauf merkwürdigerweise nicht mittelst sukzessiver Reversion der beiden Schenkel des Weges, sondern gegen die Cornetz'sche Regel, in der Diagonale, also durch direkte Schließung des Polygons (Fig. 9). Nun ließ ich die Ameisen große Kreisbögen oder in anderen Fällen sehr komplizierte vielwinklige Kurven mit zahlreichen Gegenrichtungen beschreiben; die Rückkehr geschah in den ersten Fällen prompt in der Sekante, in den zweiten Fällen in der ungefähren Resultante der Hinkurve, also wiederum ziemlich direkt in der Richtung des Nestes. Wurden die Ameisen vor Ausführung des Zwangslaufes, direkt vom Nest auf den Endpunkt der Kurve transportiert, so zeigten sie sich vollständig desorientiert; — ein Beweis, dass das betreffende Richtungsengramm tatsächlich während des Zwangslaufes erworben wurde. Nun blendete ich mehreren Ameisen die Fazettenaugen nach Forel's Methode und ließ sie dann einen einfachen zweiachsigen Zwangslauf ausführen: Sie waren absolut unfähig zur Heimkehr, nur ein einziges Tier machte einen mühsamen Versuch, den zweiten Schenkel der Reise zu revertieren. Folglich kann der Diagonallauf nicht etwa auf komplizierter Assoziation kinetischer Winkelengramme beruhen! Und endlich ließ ich eine Ameise einen zweiachsigen Zwangslauf auf sehr große Distanz ausführen, einen Weg, dessen zweiter Schenkel weit über jenen freien Sandplatz hinausführte. Der Erfolg war der, dass das Tier bei der Rückkehr zunächst nicht die Diagonale einschlug, sondern den zweiten Schenkel des Weges revertierte und erst nach Wiederankunft auf dem freien Platz plötzlich in der Richtung des Nestes korrigierte.

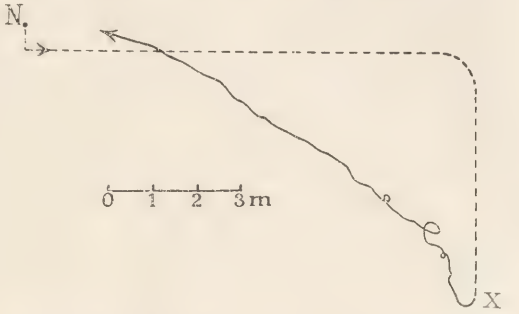



Fig. 9. Das „Zwangslaufexperiment". Zweischenkliger Zwangslauf $N—x$ (gestrichelte Linie). Rückkehr in der Diagonale (ausgezogene Linie). (Nach Brun, Die Raumorientierung der Ameisen.)

Und nun zur Frage: Ist bei Ameisen auch ein echtes, aus sukzessiv assoziierten Engrammen aufgebautes individuelles Ortsgedächtnis, wie es bekanntlich bei Bienen in einwandfreier Weise

festgestellt werden konnte, nachweisbar? Unsere bisherigen Beobachtungen scheinen nicht dafür zu sprechen, sie zeigen höchstens, dass einige psychisch hochstehende Arten imstande sind, im Laufe einer aktuellen Reise gewisse visuelle Richtungszeichen zu engraphieren, mit welchen sie die Lage des Nestes simultan assoziieren; doch schienen sie nicht mehr fähig, im weiteren an diesen Richtungskomplex nun auch die Örtlichkeit, welche den Endpunkt ihrer Reise bildete, zu assoziieren und somit einen sukzessiv assoziierten Engrammkomplex $a—b—c$ zu fixieren, — ein Vorgang, welcher allein den Namen eines echten Ortsgedächtnisses verdient. Auch Cornetz hat die Existenz eines solchen ohne weiteres verneint, gestützt auf seine Erfahrung, dass Ameisen nach Transport vom Nest weg sich in allen Fällen vollständig desorientiert zeigen. Demgegenüber verfüge ich aber über eine ganze Reihe von Beobachtungen bei *Formica*, in welchen diese Ameisen sich nach dem besagten primären Transport auf 30 m Entfernung fast augenblicklich auf dem kürzesten Wege nach dem Nest reorientierten. Allerdings hatte ich meine Ameisen nicht wahllos an irgendeinen beliebigen Ort $x$ versetzt, sondern auf eine Örtlichkeit, die von der betreffenden Kolonie früher einmal nachweislich sehr häufig besucht worden war, und von der somit noch am ehesten zu erwarten war, dass zahlreiche Individuen individuelle Engramme von derselben besaßen. Natürlich führte ich aber die Experimente jeweilen erst dann aus, nachdem dieser Verkehr seit Wochen gänzlich eingestellt war und wandte auch dann noch alle Kautelen an, um die Möglichkeit, dass die Tiere vielleicht doch eine noch vorhandene Geruchsspur verfolgten, mit Sicherheit ausschließen zu können.

Es ist somit diesen Tieren ein individuelles, auf sukzessiv assoziierten Richtungsengrammen aufgebautes echtes Ortsgedächtnis unbedingt — wenn auch in bescheidenem Umfange — zuzuschreiben. Wie wir uns diesen Mechanismus im einzelnen vorzustellen haben, darüber kann ich mich vorläufig nur vermutend äußern. Wahrscheinlich wird der Engrammkomplex der betreffenden entfernten Örtlichkeit zunächst auf topochemischem Wege ekphoriert; hierauf stellen sich die weiteren, vermutlich in erster Linie visuellen, Richtungsengramme ein, welche diese Örtlichkeit mit einer zweiten intermediären oder mit dem Neste assoziativ verknüpfen. Die diesen Engrammen entsprechenden (homophonen) Komplexe in der Außenwelt (bestimmte Baumgruppen, das verschwommen perzipierte Bild einer weißen Hauswand u. s. w.) werden aufgesucht und nun wird dieser, aus drei, event. noch mehr Gliedern bestehende Richtungsengrammkomplex sukzessive wieder abgewickelt. —

Haben wir jetzt alle Orientierungsmittel, über welche die Ameisen möglicherweise verfügen, erschöpft? Keineswegs! Noch haben wir eine wichtige Gruppe — die kinästhetischen Richtungszeichen — kaum erst erwähnt. Allerdings ist die Frage der kinästhetischen Orientierung bei Ameisen noch sehr mangelhaft studiert und auch die wenigen bisher vorliegenden Angaben der Autoren sind m. E. nicht einwandfrei. Man hat sich lange darüber gestritten, ob Insekten imstande seien, die Schwerkraft zu empfinden und man glaubte im allgemeinen diese Frage verneinen zu müssen im Hinblick auf das ungemein geringe Körpergewicht der Insekten, das bei der relativ ungeheuren Muskelkraft, welche diese Tiere bekanntlich entwickeln, gar nicht in Betracht komme. Demgegenüber gelang es mir, den Nachweis zu erbringen, dass Ameisen nicht allein fähig sind, schon mäßige Terrainsteigungen auf rein kinästhetischem Wege wahrzunehmen, sondern dass sie zur Not — d. h. bei Ausschluss aller übrigen Richtungszeichen — auch imstande sind, sich auf Grund dieses einzigen dürftigen kinästhetischen Engramms allein noch einigermaßen zu orientieren.

Meine Versuchsanordnung war folgende: Ich befestigte am Rande meines großen Experimentiertisches ein künstliches Nest mit einer kleinen Kolonie von *F. rufa*. Die Ausgangsröhre des Nestes mündete auf die Tischplatte. Dieser Tisch ist so konstruiert, dass seine Platte in allen Ebenen des Raumes drehbar ist und zwar sind alle Bewegungsachsen genau zentriert. Bei diesen Experimenten nun war die Tischplatte in der Ausgangsstellung um 20° nach der Nestseite geneigt, derart, dass der Nesteingang die tiefste Stelle bildete. Die Tiere mussten von hier zum Honig, der sich genau im Zentrum des Tisches in einem runden Näpfchen befand, ansteigen. Durch bipolare Beleuchtung, die in der Transversalebene des Tisches zu beiden Seiten desselben angebracht war, wurde für Ausschaltung der Lichtorientierung gesorgt und das ganze System befand sich im Zentrum eines Dunkelzeltes. Ich wartete nun jeweilen, bis eine Ameise am Honig saß und kehrte dann die Neigung des Tisches geräuschlos in die entgegengesetzte um, so dass sich das Nest jetzt oben befand. Die Tiere wollten, nachdem sie genug gefressen hatten, natürlich nach Hause; aber da war guter Rat teuer! Die Ameisen schwankten zunächst eine geraume Zeit unentschlossen zwischen beiden Richtungen hin und her, indem sie nach jeder Seite nur einige Zentimeter zurücklegten und immer wieder zum Honig zurückkehrten. (Man beachte hier die Differenz mit den *Lasius* unserer Brückenspur, die gewöhnlich ohne weiteres aufs Geratewohl in einer Richtung davonrannten; — die *Formica* dagegen schienen sich offenbar eines Dilemmas bewusst zu sein.) Endlich entschlossen sie sich aber doch für eine

Richtung, und zwar gingen alle **ohne Ausnahme abwärts**, ziemlich genau nach dem tiefsten Punkt, wo sie lange Zeit eng begrenzte Kurven beschrieben, ganz als ob sie den verschwundenen Nesteingang suchten! Sie hatten somit in der Tat eine virtuelle Orientierung nach der Schwerkraft ausgeführt!

Damit will ich meine Ausführungen schließen. Die Aufgabe, das verwickelte Thema im knappen Rahmen einer Stunde vorzuführen, gestattete mir nicht, auf zahlreiche interessante Einzelfragen näher einzugehen. Ich denke aber, Sie werden nach allem, was Sie eben gehört haben, doch die Überzeugung gewonnen haben, dass die Fernorientierung der Ameisen ein ungemein komplizierter psychophysiologischer Vorgang ist, bei welchem je nach den vorwaltenden Umständen und je nach der Organisation der betreffenden Art, Erfahrungen der verschiedensten Sinnesgebiete: topochemische, topographische, visuelle, kinästhetische Eindrücke bald für sich allein, häufiger aber kombiniert zur individuellen Engraphie und Ekphorie gelangen. Wir haben es in der Hand, in jedem Einzelfalle die Art der Mitbeteiligung jedes einzelnen dieser Faktoren durch geeignete Versuchsanordnungen festzustellen und so allmählich zu einer befriedigenden Analyse des ganzen komplexen Mechanismus fortzuschreiten.

Dank der Anwendung solcher im streng physiologischen Sinne exakter Versuchsanordnungen in Verbindung mit der neutralen Terminologie von Semon sind wir nunmehr auch ein- für allemal der Versuchung enthoben, uns über vergleichend-psychologische Fragen in unfruchtbaren Spekulationen zu verlieren; die vergleichende Psychologie ist zur exakten Wissenschaft geworden, zur vergleichenden Physiologie der individuellen Mneme.

## Können weisellose Ameisenvölker die fehlende Mutter aus eigenen Mitteln ersetzen?

Von C. Emery (Bologna).

Anfang November 1910 erhielt ich aus Portici eine Anzahl Arbeiterinnen und viele kleine Larven von *Messor barbarus minor* Er. André aus einem Nest; kein Weibchen war vorhanden. Ich setzte die Ameisen in ein Janet-Nest und hielt es, während des Winters, in meinem geheizten Studierzimmer. Die Larven entwickelten sich sehr langsam; die erste Puppe sah ich am 6. Juni 1911, die ersten Arbeiterinnen erst Mitte Juli. Eine Larve wurde gewaltig groß; daraus entwickelte sich am 11. August ein geflügeltes Weibchen.

Am 3. März hatte ich einen Klumpen von ungefähr 30 Eiern bemerkt, die jedenfalls von den Arbeiterinnen gelegt waren; andere

Eier kamen dann und wann hinzu. Die Eier der Arbeiterinnen entwickelten sich und die Larven, die daraus ausschlüpften, wuchsen verhältnismäßig rasch. Einmal groß geworden, wurden sie aber sehr verschieden von den gewöhnlichen Larven, d. h. von den Arbeiterinnen- und Weibchen-Larven. Sie schwollen an, wurden sozusagen hydropisch; die meisten wurden von den Arbeiterinnen aufgefressen oder an andere Larven verfüttert; eine einzige gelangte endlich zum Puppenstadium und lieferte Ende September ein Männchen, leider mit geschrumpften Flügeln. Im Oktober sah ich mehrere hydropische Larven, welche sich zu Männchen-Puppen umwandelten, aber gefressen oder verfüttert wurden; keine wurde zur Imago[1]).

Ich weiß nicht, ob das Weibchen, das anscheinend normal entwickelt war (es hatte nur ein verkrüppeltes Bein) und unterdessen seine Flügel zum Teil verloren hatte, mit dem Männchen kopuliert hatte. Ich glaube nicht, dass das Weibchen bis zu seinem Tod Eier gelegt hat; es lebte bis zum 25. Juni 1912.

Diese Beobachtung ist deswegen interessant, weil sie vermuten lässt, dass gewisse Ameisen, falls ihre Königin durch irgendwelchen Zufall stirbt und sie junge Larven haben, nicht nur ein junges Weibchen erziehen, sondern fast gleichzeitig aus den parthenogenetischen Eiern der Arbeiterinnen Männchen bekommen können. Letztere mögen mit den Weibchen im Nest kopulieren und dieselben befruchten. So würde eine echte befruchtete Königin zustande gebracht werden.

---

Wasmann berichtet[2]), dass P. E. Deckelmeyer beim Umwälzen eines Steines bei Barro in Portugal einen merkwürdigen Fund machte. Ein starkes Nest von *Pheidole pallidula* enthielt, außer Arbeiterinnen und Soldaten, einige Männchen-Puppen und 5 sonderbare Individuen (2 ausgefärbte, 2 unausgefärbte und eine ganz weiße Puppe), die Wasmann als ergatoide Weibchen deutet; sie waren durch das Vorhandensein einer Stirnocelle, sowie eines langen Hinterleibes ausgezeichnet. Kein geflügeltes Weibchen und keine Königin war vorhanden.

Wasmann nimmt an, die Männchen und die ergatoiden Weibchen seien Schmarotzerameisen einer arbeiterinnenlosen Art (*Pheidole symbiotica* Wasm.), die im Nest von *Ph. pallidula* haust. Er ist in seiner Annahme bestärkt durch kleine Unterschiede in den Fühlern der Männchen-Puppen von *Ph. symbiotica* gegen *Ph. pallidula*. Die Fühler sind nämlich schlanker, das erste Geißelglied weniger verdickt und das Endglied ist länger (doppelt so lang wie das vorletzte).

1) Vergl. Rend. Accad. Sc. Bologna, Anno 1911—12, p. 108.
2) Diese Zeitschrift, Bd. 29, p. 693; Bd. 30, p. 515 (1909—1910).

Die Fühler des Männchens von *Ph. pallidula* sind aber in ihrem Bau ziemlich veränderlich; ich finde nämlich Charaktere, wie die, welche von Wasmann bei *Ph. symbiotica* beschrieben wurden, bei einem Männchen von var. *tristis* For. aus Tunesien und bei Männchen aus Portugal, die mit normal geflügelten Weibchen gefangen wurden.

Der Bau der Männchen beweist also nichts für die Anschauung Wasmann's, aber er beweist auch nichts dagegen.

Das von Wasmann abgebildete ergatoide Weibchen bietet eine auffallende Ähnlichkeit mit den Individuen von *Ph. absurda* For. aus Costa Rica, die ich damals ebenfalls als ergatoide Weibchen beschrieben und abgebildet habe und die sich nachträglich als mit *Mermis* infizierte Weibchen (oder Soldaten) entpuppt haben. Diesen Verdacht teilte ich Herrn Wasmann mit. Er hatte die Güte, eines seiner Exemplare in Zedernöl zu legen und dadurch durchsichtig zu machen, um, falls der vermutete Wurm vorhanden wäre, ihn unter dem Mikroskop zu erkennen. Das Resultat war vollständig negativ; die ergatoiden Weibchen von *Ph. symbiotica* enthielten keinen *Mermis*.

Wasmann's Ansicht, dass die ergatoiden Weibchen und die Männchen, die sich in demselben Nest vorfanden, einer besonderen parasitischen arbeiterinnenlosen Ameise angehören, ist ganz gut annehmbar, aber sie ist durchaus nicht bewiesen.

Ich möchte eine andere Erklärung resp. Hypothese äußern. *Ph. pallidula* hat in jedem Nest, wie ich beobachtet habe, stets nur eine Königin; wenn sie stirbt und nicht ersetzt wird, ist das Volk weisellos. Ich vermute, dass das Nest von Barro im Winter oder im Beginn des Frühlings weisellos wurde. Die ergatoiden Weibchen würden aus dem Rest von Larven der toten Königin stammen, welche nicht jung genug waren um zu normalen, geflügelten Weibchen gezüchtet zu werden. Die Larven der Männchen dagegen würden sich aus parthenogenetischen Eiern der Soldaten entwickelt haben.

Die hypothetische Erklärung, die ich vorschlage, ist ungefähr dieselbe, die in meinem künstlichen Nest sich als Tatsache ereignete, aber mit einem Unterschied: dass im Fall von *Messor* das Weibchen normal geflügelt ist, im Fall von *Ph. symbiotica* die Weibchen ergatoid sind. Ich habe versucht, durch meine Vermutung den Grund des Unterschiedes klarzulegen.

---

## Wilhelm Nöller: Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen.

Jena 1914, Gustav Fischer, gr. 8, 33 S., 8 Textfig. u. 2 Tafeln.

Als Broschüre sind hier zwei Abhandlungen vereinigt, die 1912 und 1914 im Archiv für Protistenkunde veröffentlicht worden sind. Besonders wichtig ist zunächst die Technik des Verfassers: er be-

schreibt genau, wie es ihm gelang, in Nachahmung des Verfahrens der Flohzirkusleute, Flöhe, und zwar vorzugsweise Hundeflöhe, in ein Drahtgestell zu fesseln, in diesem regelmäßig an Versuchstieren zu füttern und sie so einzeln wochenlang in Gefangenschaft zu halten. Auch über die Präparation der Flöhe zur mikroskopischen Untersuchung und über die zweckmäßige Fesselung von Ratten für solche Versuche finden sich genaue Angaben.

Diese technischen Fortschritte haben es ermöglicht, sichere Ergebnisse zu gewinnen über die Bedeutung der Flöhe für die Übertragung von Trypanosomen; sie werden sich auch auf andere, meist oder zuweilen durch Flöhe übertragene Infektionskrankheiten anwenden lassen. Ein Seitenzweig der Forschungen N.s betrifft die Flagellaten als Darmparasiten der Flöhe: mehr oder weniger ausführliche Angaben über *Leptomonas Aenocephali* Fantham, eine noch unbenannte *Leptomonas* aus *Ceratophyllus gallinae* und *columbae*, *Leycrella parva* N., *Nosema pulicis* N., *Malpighiella refringens* Minchin sind in der Arbeit enthalten.

Die Hauptergebnisse sind, dass *Trypanosoma Lewisi* zunächst im Flohmagen eine intrazelluläre Entwickelung und Vermehrung durchmacht, wie schon Minchin und Thomson beobachtet hatten, dann aber die jungen Flagellaten sich im Enddarme frei an dem Epithel festheften und sich hier (nicht bei allen infizierten Flöhen) derart vermehren, dass sie ein Hindernis für den Kot darstellen und nach mehreren Tagen, während oder nach einem neuen Saugakt, in großen Mengen mit dem Kot entleert werden. Die Ratten erwerben die Infektion durch das Ablecken der trypanosomenhaltigen Flohfäces. Wahrscheinlich kann auch Verspritzen der Fäces auf Schleimhäute (wie die Augenbindehaut) oder Einreiben derselben in die Stichwunde die Infektion übertragen. Ein direktes Einimpfen durch den Flohstich, infolge einer Überwanderung der Trypanosomen durch das Cölom der Flöhe in Speicheldrüsen oder infolge Regurgitierens von Mageninhalt kommt nicht vor oder nur ganz ausnahmsweise. Diese Vermehrung der Trypanosomen im Floh scheint aber in der Regel nur beim Saugen auf einer ziemlich frisch infizierten Ratte einzutreten. Flöhe, die an vor längerer Zeit infizierten, chronisch kranken Ratten saugen, werden nicht infektiös.

Das Ergebnis, dass die Flöhe nach Ablauf einer nichtinfektiösen Periode leicht durch ihre Fäces infizieren, erscheint dem Verfasser für die phylogenetische Ableitung der Blutflagellaten interessant. Er sieht darin den einfachsten Weg, auf dem Insektenflagellaten zu Blutparasiten der Wirbeltiere werden konnten. Mit den Flohfäces ausgestoßene Trypanosomen seien auf den Schleimhäuten des Säugetierwirts in günstige Lebensbedingungen geraten und seien dann in die Blutbahn eingedrungen, von der aus sie wiederum den blutsaugenden Insektenwirt infizieren konnten.

Die Versuche v. Prowazek's über die Übertragung des *Tryp. Lewisi* durch die Rattenlaus, *Hämatopinus spinulosus* Burm., kann Verfasser, wie schon andere Forscher, im ganzen bestätigen. Er glaubt aber doch „die Entwickelungsformen" in der Laus nicht als solche im spezifischen Hauptwirt, sondern als Degenerations- oder

Kulturformen deuten zu sollen. Sein Hauptargument ist, dass die infizierten Läuse nur kurze Zeit, allerhöchstens 20 Tage infektionstüchtig bleiben und sich in ihnen eine Steigerung der Infektionstüchtigkeit der Trypanosomen durchaus nicht zeige, die dagegen im Kote der infizierten Flöhe sehr deutlich sei. Auch bei den infizierten Läusen finden sich die Trypanosomen im Kot; den von v. Prowazek beobachteten Übertritt in die Leibeshöhle der Läuse glaubt N. immer auf Verletzungen (beim Fangen der Läuse) zurückführen zu müssen.

Seiner Arbeit schließt N. eine versuchsweise Einteilung der Trypanosomen nach ihrer Übertragungsweise an; dieser Versuch soll hauptsächlich zu einer genaueren Beachtung der letzteren beitragen, denn selbstverständlich will der Verfasser Morphologie und Tierpathogenität in ihrer systematischen Bedeutung nicht erschüttern. Die Frage, ob ein *Trypanosoma* in zwei Blutsaugern, die ganz verschiedenen Tiergruppen angehören, beidemal eine echte Entwickelung durchmachen könne, sieht er für noch nicht entschieden an. Ein ausführliches Literaturverzeichnis bis Ende 1913 schließt die Abhandlung. **W. R.**

## G. Lindau, Kryptogamenflora für Anfänger.

Bd. IV, 2. Die Algen. 8, 200 S. mit 437 Fig. Berlin 1914, J. Springer.

Der vorliegende Band der Kryptogamenflora enthält einige besonders schwierige Familien, z. B. die Desmidiaceen und Oedogoniaceen, in denen es für den Anfänger schwer ist, sich zurechtzufinden. Um so notwendiger ist eine Anordnung der Bestimmungstabellen, die praktische Zwecke verfolgt, ohne die wissenschaftliche Grundlage vermissen zu lassen. Das dürfte gut gelungen sein. Nur erscheint es dem Ref. zweifelhaft, ob es gut ist, die heute als Mesotaeniaceen zusammengefassten Gattungen, die eine recht natürliche Gruppe bilden, wieder unter die Desmidiaceen einzuordnen und die Gattungen *Penium* und *Closterium* zwischen sie einzuschieben.

Wer physiologisch und ökologisch zu denken gewöhnt ist, kann das Bändchen nicht durchblättern ohne den Wunsch zu hegen, dass recht viele dieser hier aufgeführten, z. T. recht sonderbaren, fast wie durch eine Laune der Natur geschaffenen Formen hinsichtlich ihrer Bedürfnisse und Standortsverhältnisse auf Grund von Beobachtungen und Züchtungsversuchen erforscht werden möchten. Es sind das Aufgaben, zu denen gar keine großen Mittel gehören, die größtenteils selbst ohne eigentliches Laboratorium in Angriff genommen werden können. Einige Glasgefäße und Salze sowie ein Destillierapparat zur Herstellung reinen Wassers genügen neben dem natürlich unentbehrlichen Mikroskop. Und welche Fülle von Anregungen und Ergebnissen, die erst in ihrer Gesamtheit volle Früchte tragen werden, erwarten den, der die nötige Geduld hat.

Möge die Lindau'sche Flora in diesem Sinne anregend wirken!

**E. G. Pringsheim.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Erlangen, Auf dem Berg 14, einsenden zu wollen.**

**Bd. XXXV. 20. Juli 1915. № 6 u. 7.**

Inhalt: **Heikertinger,** Die Frage von den natürlichen Pflanzenschutzmitteln gegen Tierfraß und ihre Lösung. — **Toenniessen,** Über Vererbung und Variabilität bei Bakterien. — Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. — v. Buttel-Reepen, Leben und Wesen der Bienen. — Hinneberg, Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwicklung und ihre Ziele, III. 4. I. Allgemeine Biologie.

## Die Frage von den natürlichen Pflanzenschutzmitteln gegen Tierfraſs und ihre Lösung.

### Erörtert in kritischer Besprechung von W. Liebmann's Arbeit „Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Tierfraß".

**Von Franz Heikertinger in Wien.**

Die nachfolgende Abhandlung bildet die Ergänzung einer anderen, die im Vorjahre unter dem Titel „Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß" in dieser Zeitschrift erschien. Wie dort E. Stahl's Studie „Pflanzen und Schnecken", so bildet hier die im Untertitel genannte Arbeit Liebmann's[1]) Ausgangspunkt und Grundlage der Darlegungen.

1) Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 46, S. 445—510, Jahrg. 1910, und Bd. 50, S. 775—838, Jahrg. 1913. — Liebmann hat seine Untersuchungsergebnisse überdies in populärer Form in einer selbständigen Broschüre „Die Beziehungen der Früchte und Samen zur Tierwelt" (Leipzig 1914, Verl. Quelle & Meyer) veröffentlicht. Da dieselbe im wesentlichen nur ein Auszug aus seiner erstgenannten Publikation ist, habe ich sie im folgenden nicht besonders berücksichtigt.

Was meine seinerzeit[2]) zum Ausdrucke gebrachte Auffassung der Dinge anbelangt, so finde ich auch im gegenwärtigen Falle nicht nur keinen Anlaß, von meinem — übrigens völlig theorienlosen — Standpunkte abzugehen, sondern glaube im Gegenteile mit Vorliegendem einen neuen Beweis für die Richtigkeit desselben erbracht zu haben. Das Urteil hierüber will ich allerdings dem Leser überlassen, den ich um nichts als um Vorurteilslosigkeit bitte. Er möge sich von manchem, das er früher gelesen oder vielleicht sogar geschrieben hat, frei und unabhängig machen.

Einigen Einwänden, die meinen früheren Artikeln gegenüber gemacht wurden, bin ich hier erläuternd begegnet und glaube alles in allem die Lösung der so hoffnungslos scheinenden Frage wenn nicht gegeben, so doch angebahnt zu haben.

Was die Arbeit Liebmann's selbst anbelangt, so fühle ich mich verpflichtet, ausdrücklich zu erwähnen, dass dieselbe, sofern positive, experimentell gewonnene Feststellungen in Betracht kommen, außerordentlich hochwertig ist. Seine Untersuchungen über den Geschmackssinn der Vögel sind von weittragender Bedeutung und ich werde mir gestatten, mich bei anderer Gelegenheit auf sie zu berufen. Dass Liebmann zu (meines Erachtens) falschen Schlussfolgerungen gelangte, war lediglich die Folge falscher Voraussetzungen, war das Dogma von dem unbedingten Vorhandensein natürlicher Pflanzenschutzmittel, von dem er ausging.

Nochmals stelle ich fest: Hier wie in meinen eingangs genannten Abhandlungen handelt es sich mir nicht um Verfechtung einer vorgefassten Meinung, einer Theorie, sondern lediglich um ein einfaches, unbefangenes Ergründen der wahren Zusammenhänge der Dinge. Und was an scharfen Worten fallen sollte, gilt keiner Person, sondern nur einer Sache, die ich als Irrtum mit voller Kraft bekämpfen zu müssen glaube.

## I. Die Grundlagen der Schutz- und Anlockungsmitteltheorie.

Der Standpunkt, auf dem Liebmann von vornherein steht, ist derjenige der typischen Schutzmitteltheorie.

Ich zitiere aus der Einleitung zu seiner Abhandlung:

(S. 445.) „... Es ist jedoch bekannt, dass sämtlichen Pflanzen, auch scheinbar ganz wehrlosen, irgendwelche Einrichtungen zu Gebote stehen, mittels deren sie die wichtigsten tierischen Feinde abhalten können; eine Pflanze ohne jedes Schutzmittel wäre ganz

2) „Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. Eine Kritik von Stahl's biologischer Studie ‚Pflanzen und Schnecken' im besonderen und ein zoologischer Ausblick auf die Frage im allgemeinen." Biol. Centralbl. XXXIV, S. 81—108; 1914. — „Gibt es natürliche Schutzmittel der Rinden unserer Holzgewächse gegen Tierfraß? Ein Beitrag zur Frage des ‚Kampfes ums Dasein' zwischen Pflanze und Tier." Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtsch. XII, S. 97—113, 1914.

undenkbar, weil sie sofort ihres guten Geschmackes und ihrer leichten Erreichbarkeit halber von den Tieren ausgerottet werden würde. Keine von diesen Einrichtungen ist so vollkommen, dass sie alle Feinde abschrecken könnte; meist geht der Schutz nur so weit, dass die Erhaltung des Individuums gerade gesichert ist."

Nach dieser Schutzmitteltheorie sind die „Schutzmittel" also das arterhaltende Prinzip im Daseinskampfe der Pflanze gegen das Tier. Welcher Art diese Schutzmittel sind, ist bekannt genug. Wir haben chemische in Gestalt von abwehrendem Geruch oder Geschmack oder von Giften, wir haben mechanische in Gestalt von harter Oberhaut, von Haaren, Stacheln, Dornen u. s. f. — Es ist ja in den letzten Jahrzehnten genug darüber geschrieben worden.

Im Falle der Schutzmittel der Früchte, die den Gegenstand der folgenden Abhandlung bilden sollen, kompliziert sich die Frage jedoch ein wenig. Neben hartschaligen, schutzfarbenen, trockenen Früchten, die in jeder Hinsicht kampfbereit der Tierwelt gegenüberzustehen scheinen, finden sich auch weiche, angenehm riechende und schmeckende Früchte von auffälliger Färbung. Wie bestehen diese im Kampfe?

Die Frage ist scheinbar leicht zu lösen. Diese schönen, wohlriechenden und wohlschmeckenden Früchte haben im Innern relativ kleine, harte Samen. Die Tiere nun, die diese weichen Früchte fressen, kümmern sich um die Samen nicht; diese letzteren werden entweder zurückgelassen oder mitgefressen und gehen im letzteren Falle meist unverdaut und ohne Beeinträchtigung ihrer Keimfähigkeit durch das Tier. Die fleischige Frucht bedarf also keiner Schutzmittel, da ihr Untergang nicht zugleich auch die Samen trifft und mithin die Existenz der Pflanzenart nicht gefährdet. Der nächste Schritt auf dem Wege dieser Überlegungen war die Erkenntnis, dass die Pflanzen durch das Gefressenwerden derartiger Früchte sogar Nutzen davontragen, indem sie durch die Tiere weiter verbreitet werden — und weiters der nächste Schritt war die Annahme, dass die Pflanzen überhaupt nur darum fleischige, grellfarbige, wohlschmeckende Früchte ausgebildet haben, um sich diesen Verbreitungsvorteil durch Tiere zu sichern. In mehr oder minder teleologischer Fassung finden wir diese Annahme, von manchem Autor zur Gewissheit gestempelt, allenthalben wieder. Streng selektionistisch, also kausal-mechanistisch, den Weg des Werdens solcher Eigenschaften zu verfolgen, daran denkt kaum jemand. Nicht einmal die zur Klarheit des Ganzen so unbedingt notwendige reine, selektionistische Stilisierung findet stets Anwendung. Die Stilisierung treibt vielfach die üppigsten Blüten teleologischer, also die wirklichen Verhältnisse völlig verschleiernder Redewendungen.

Um nur ein Beispiel gleich aus der hier besprochenen Arbeit zu geben:

(S. 447.) „. . . Jedoch auch für pflanzliche Gebilde ist es unter Umständen vorteilhaft, an einen anderen Ort zu gelangen, wenn es sich nämlich um die Verbreitung der Samen und Früchte handelt. Manche Pflanzen haben sich nun die größere Beweglichkeit ihrer tierischen Feinde, in unserem Falle also der Vögel und Säugetiere, zu nutze gemacht um diesen Zweck zu erreichen . . .[3])."

„Sich etwas zu nutze machen" „um einen Zweck zu erreichen", einen Zweck, der wie hier noch dazu den Interessen des Individuums an sich völlig fern und in weiter Zukunft liegt, das wären Bewusstseinshandlungen so komplizierter Natur, dass selbst der weitestgehende Pflanzenseelenverteidiger sie für einen beerentragenden Strauch nicht in Anspruch nehmen wird. Ich weiß wohl, dass der Autor es nicht in diesem Sinne gemeint hat; aber bei Dingen, bei denen es wie hier lediglich auf die Auffassung ankommt, ist es unbedingtes Erfordernis, dass die Auffassung des Autors in der Stilisierung klar und eindeutig zum Ausdruck komme. Nachlässigkeiten in der Stilisierung oder unüberlegte Redeblumen rächen sich schon am Autor selbst, indem sie unbewusst die Klarheit seiner Vorstellungen und dadurch die Exaktheit seiner Schlüsse beeinträchtigen; sie veranlassen vollends aber erst die oft recht wenig kritischen Leser, die ganze Sache von einer schiefen Seite aufzufassen. Und dann schießen von solcher Basis aus die kühnsten, unbedachtesten Schlussfolgerungen empor.

Gewisse Früchte haben also angeblich — wie der oft gebrauchte Ausdruck lautet: — „Anlockungsmittel ausgebildet", um sich die endozoische Verbreitung zu sichern.

Das ist der Stand der Sache von den Pflanzen aus gesehen. Von den Tieren ausgehend, sagt die Schutzmitteltheorie folgendermaßen:

Es gibt Tiere, die Samen fressen und damit den Arterhaltungskampf der bezüglichen Pflanzen erschweren. Ein solcher Tierfraß ist für die Pflanzen sozusagen unerwünscht. Kerner[4]) sprach noch von „unberufenen" Gästen, Liebmann spricht bereits von einem „unbefugten" Vogelfraß. Das Adjektivum „unbefugt" bringt die zunehmende Selbstsicherheit der Theorie zum Ausdrucke.

Es gibt aber anderseits auch Tiere, die große, fleischige Früchte fressen und deren Samen endozoisch verbreiten — und das ist der „befugte" Tierfraß.

Der „unbefugte" Tierfraß wird seitens der Pflanze durch „Schutzmittel" erschwert, der „befugte" durch „Anlockungsmittel" begünstigt.

Das ist, kurz gesagt, der Gedankengang der Theorie.

3) Sperrdruck von mir.

4) A. Kerner, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Festschr. z. 25jähr. Best. d. k. k. zool.-botan. Ges. Wien, 1876, S. 189ff.

Ohne mich hier über die Berechtigung der Ausdrücke „befugt“ und „unbefugt“ und ihre begrifflichen Grundlagen zu verbreiten, möchte ich nur kurz erwähnen, dass ich dieselben selbst vom Standpunkte der Schutzmitteltheorie aus ziemlich unglücklich gewählt finde.

Meiner ablehnenden Haltung gegenüber der Schutzmitteltheorie überhaupt habe ich an den angegebenen Orten genügend Ausdruck gegeben. Es erübrigt mir daher nur noch eine kurze Darlegung jener Prinzipien, die ich an Stelle dieser Theorie als wirklich maßgebend für die dauernde Arterhaltung im Pflanzen- wie auch im Tierreiche anerkenne und die ich als Ersatz für die abgelehnte Schutzmitteltheorie bieten will. Nach einem kurzen Streiflicht auf diese theoretische Grundlage möchte ich den Erklärungswert der von mir aufgestellten Sätze an Liebmann's Arbeit praktisch erproben.

## II. Die Prinzipien der Arterhaltung.

Da ich die Schutzmitteltheorie als Prinzip der Arterhaltung ablehne, obliegt mir die Pflicht, die Tatsache der Arterhaltung in ihren natürlichen Bedingungen klar darzulegen und die wirklichen Prinzipien dieser Arterhaltung offen zur kritischen Beurteilung vorzuführen.

Ohne in den Fehler zu verfallen, einer Theorie wieder eine Theorie entgegenzustellen und so den Teufel durch Beelzebub austreiben zu wollen, möchte ich nur mit etlichen wenigen Erfahrungssätzen arbeiten, die so einfach, so selbstverständlich, so alltäglich und naiv sind, dass sie des üblichen Arsenals der Theorien, der zusammengesuchten „Belege“, gar nicht bedürfen. Es macht fast den Eindruck, als wären sie der Wissenschaft allzu alltäglich, allzu einfach gewesen. Nur so lässt es sich denken, dass man an der verblüffend einfachen Lösung der ganzen Frage bis zur Stunde vorübergegangen ist.

Drei Sätze sind es, die ich als klare Richtpunkte aufstellen möchte:

1. Den Satz vom erschwinglichen Tribute oder der zureichenden Überproduktion.
2. Den Satz von der Geschmacksspezialisation der Tiere.
3. Den Satz von der Bevorzugung des Zusagenderen.

Diese Sätze wollen weder neu noch originell, sie wollen nichts als klar und einleuchtend sein. Mit diesen Sätzen möchte ich nun — wie gesagt — moderne Theorien ersetzen und auf der solchergestalt neu geschaffenen Basis zu arbeiten versuchen.

1. Für die Theorie vom „Kampfe ums Dasein“ setze ich die Lehre vom ständigen, **erschwinglichen Tribute** und der **zureichenden Überproduktion.**

Jede Organismenart zahlt schutz- und kampflos ihren Tribut an andere. Die Art als solche kämpft nicht, bedarf darum auch keines mechanischen oder chemischen Schutzes und sucht auch keinen. Was zu kämpfen oder zu entrinnen sucht, ist nur das Individuum für sich; es sucht rein persönlich nicht unter den Tribut zu geraten. Das mag als „Auslese" wirken, das Artbild modifizieren, aber mit der Herausbildung eines „Schutzes" der Art hat es nichts zu tun. Denn der Tribut wird trotz aller Modifikationen bei Heller und Pfennig von der Art eingetrieben. Und die Art kann ihn leisten, denn dieser Tribut ist keine Geißel, sondern nur ein wohltätiger Regulator, der die Art von dem Überschuss der Nachkommenschaft befreit, der von jeder Generation erzeugt wird und der keinen Lebensraum und keine Erhaltungsmöglichkeiten fände. Dieser Überschuss soll ja sozusagen gar nicht geschützt sein, er soll ja untergehen, er muss untergehen, damit das Gleichgewicht im Naturleben erhalten bleibt. Das ist doch der erste Satz, mit dem Darwin's Selektionstheorie beginnt, auf dem sie fußt.

Wir haben also eine Auslese, die ein Artbild ändern mag, wir haben aber keinen Schutz, weil die ausgelesenen Formen von ihren natürlichen Feinden noch genau so gut gefunden und gefressen werden wie einst die Urform und weil dieser Tribut als Ablenkung des Überschusses heute wie damals im „Naturwillen" liegt.

Als Arterhaltungsproblem betrachtet, stellt sich die Sache so: Organismen, die nicht dauernd eine Nachkommenschaft erzeugten, welche zahlreich genug war, um den Ausfall zu decken (den Tribut zu erschwingen) und sich außerdem noch fortzupflanzen — solche Organismen traten vom Schauplatz ab. Übrig konnte nur dasjenige bleiben, bei dem die Produktion stets größer war als der Konsum durch feindliche Mächte. Die absoluten Ziffern beider sind vollständig gleichgültig — die hinreichend hohe aktive Bilanz ist das einzig Wesentliche. Das ist der Satz von der „zureichenden Überproduktion".

Welche Faktoren sichern nun diese Bilanz?

Ich denke, es gibt nur eine ehrliche Antwort hierauf: Wir wissen heute nicht das mindeste Sichere darüber. Die ökologischen Lebensbedingnisse jeder einzelnen Art sind so unendlich kompliziert, so verworren ineinandergewoben und so verschleiert, und wir wissen so beschämend wenig davon, dass es geradezu naiv erscheint, aus tausend untrennbar ineinandergreifenden Faktoren einen beliebigen herauszureissen und dem staunenden Leser zu sagen: „Nun will ich dir einmal zeigen, wie von dem da alles abhängt!"

Welche Anmaßung, welches Verkennen der Wege und Aufgaben der Wissenschaft liegt doch in solchem Beginnen! Und welch krause Irrwege muss ein solcher Gedankengang im weiteren Verfolge einschlagen, wie viele muss er irreführen, die ihm vertrauend folgen!

Was wir tun können ist: Teil um Teil vornehmen und einzeln erforschen. Und was die Betrachtungsweise anbelangt, so darf sie weder final noch kausal, sondern muss einzig konditional sein. Wir dürfen nie auf ein Ganzes schließen, das sich aus hundert verschiedenartigen Faktoren zusammensetzt — wenn wir nur einen einzigen Faktor notdürftig kennen. Das lehrt uns die Mathematik, das Musterbild exakter Wissenschaft. Welcher Mathematiker würde den verstehen, der aus einem gegebenen Produkte von hundert Faktoren den Wert eines einzigen Faktors herausrechnen wollte, wenn ihm die neunundneunzig anderen unbekannt sind?!

Um ein Beispiel zu geben: Ich habe jahrelange Mühe der Erforschung der Nährpflanzen meiner erwählten Spezialgruppe, der *Halticinen*, gewidmet, habe ein nach Möglichkeit klares Bild von ihnen erhalten und weiß, dass jede Art nur auf ganz bestimmten Pflanzenarten lebt.

Warum aber lebt jede Halticinenart nur auf gewissen Pflanzenarten? Nichts erschien (und erscheint mir heute noch) zweckloser, unverständlicher als ein „Warum?“ an solcher Stelle. Wer diese Frage im Ernste stellt, ist entweder ein Kind oder der allzueifrige Diener einer Theorie. Aber damit kommen wir bereits zum nächsten Punkte.

2. Für die Theorie von den „natürlichen Schutzmitteln der Pflanzen gegen Tierfraß“ setze ich die Tatsache der **Geschmacksspezialisation der Tierwelt.** An anderer Stelle habe ich die Frage bereits eingehend behandelt, stelle daher hier nur kurz fest: Nicht mechanische und chemische Schutzmittel schützen eine Pflanze, sondern der angeborene Geschmackssinn der Tiere. Jedes Tier greift normal nur einen bestimmten Kreis von Organismen als Nahrung an, unbekümmert um „Schutz“, und kümmert sich um alle anderen Pflanzen, ob „geschützt“ oder „ungeschützt“, überhaupt nicht, greift sie gar nicht an. Im ersten Falle, bei der Normalnahrung, ist ein „Schutz“ logisch undenkbar. Im zweiten Falle ist er unnütz, denn wo regulär kein Angriff erfolgt, ist auch kein „Schutz“ nötig.

Eine Kiefernraupe verschmäht das schutzlose, saftige, weiche Salatblatt und will starrsinnig die harte, harzig-bittere Kiefernadel. „Sie frisst keinen Salat“ sagt der gemeine Mann ruhig und denkt mit Recht nie daran, „warum“ sie ihn nicht frisst. Das sind eben Geschmacksgeheimnisse, deren jedes Tier sein besonderes hat und für die es weder eine Erklärung noch einen einheitlichen Maßstab von „gut“

oder „schlecht" schmeckend gibt, weil der Geschmack jedes Tieres ein anderer ist. Man hat die „Spezialisten" — die Monophagen und Oligophagen meiner Auffassung[5]) — als Ausnahme hingestellt[6]). Das ist im tiefsten Grunde unrichtig. Engere oder weitere Spezialisation ist allgemeine Regel in der Tierernährung und wirkliche „Omnivoren" gibt es wohl überhaupt nicht.

Durch die Tatsache der Geschmacksspezialisation in der Tierwelt nun werden die Angriffe verteilt — auf jeden Organismus fällt nur eine gewisse Anzahl von Feinden. Und die Tatsache der effektiven Existenz eines Organismus beweist, dass er imstande war, bis zur Stunde alle seine natürlichen Feinde zu befriedigen und mit dem verbleibenden Reste von Individuen seine Art fortzupflanzen. Die „geschütztesten" Pflanzen aber haben durchschnittlich nicht weniger Feinde als die „ungeschütztesten". Man werfe einen Blick in die lebendige Natur hinaus oder nehme — wenn dies etwas umständlich scheint — den alten, aber immer noch mustergültigen Kaltenbach[7]) zur Hand. So veraltet er auch ist, diese Tatsache geht klar aus ihm hervor.

3. Zur Erklärung des anscheinend tierabwehrenden Charakters der heutigen Pflanzenwelt setze ich die Lehre von der **Bevorzugung des Zusagenderen.**

Ein Gleichnis wird den einfachen Gedanken am besten vermitteln.

Auf einem Markte werden zu einem Einheitspreise Äpfel feilgeboten. Die Frauen kommen, wählen aus, kaufen. Die schönsten Äpfel gehen zuerst ab. In den späten Vormittagsstunden wird die Qualität des Vorhandenen (im Vergleiche zum ursprünglichen Gesamtangebot) bereits erheblich gesunken sein. Die Äpfel mit „käuferabwehrenden" Eigenschaften wiegen auffällig vor. Sind diese Äpfel nun „geschützt"? Sicherlich nicht. Die Käufer, die nun kommen, passen sich der verschlechterten Qualität an und wählen unter dem Vorhandenen weiter aus. Gegen Mittag sind nur wenige Reste mehr, das „Käuferabwehrendste", vorhanden. Aber dieses ist nun „geschützt"?! Mit nichten. Das gibt die Äpfelfrau den Jungen, die sich um ihren Standplatz drücken, und macht ihnen immer noch eine Freude damit.

Das aber ist die simple Lösung der Frage von dem tierabwehrenden Habitus der heutigen Pflanzenwelt: Unter sonst gleichen Verhältnissen werden Pflanzen, die an einem Orte von einer dominierenden Tierart bevorzugt werden, am stärksten leiden.

5) Vergl. meinen Artikel über die Standpflanze (Wien. Entom. Zeit. XXXI, S. 207 ff., 1912); ferner „Zoologische Fragen im Pflanzenschutz" (Centralbl. f. Bakt., Paras. etc., II. Abt., 40. Bd., S. 293 ff., 1914).

6) Stahl, Ludwig u. a.

7) Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. Stuttgart 1874.

Wir können uns unbedenklich vorstellen, dass eine Anzahl Pflanzen einer dauernden Bevorzugung schließlich sogar erlag. Man wird sagen, dieser Satz von der Bevorzugung des Zusagenderen sei nichts als das einfache Selektionsprinzip. Und man hat recht, insoferne es sich um nichts anderes als um eine „Auslese" allein handelt. Wenn es sich jedoch um den Begriff „Selektion" handelt, wie er heute zur Erklärung aller erdenklichen Dinge angewendet wird, so muss ich ihn rundweg ablehnen.

Denn es wird uns ferne liegen, alle anscheinend tierabwehrenden Eigenschaften solchergestalt mit Auslese erklären zu wollen. Ein großer Teil davon wäre sicherlich ohne tierische Auslese im gleichen Ausmaße vorhanden wie mit derselben; es sind eben Struktureigentümlichkeiten, die von selbst entstehen und die gar keinen Selektionswert zu haben brauchen, um erhalten zu bleiben. Wieviele von den solchergestalt richtungslos entstandenen Merkmalen ohne Selektion da wären, vermag niemand auch nur annähernd zu beurteilen. Doch nehmen wir für den vorliegenden Fall eine Wirksamkeit der Auslese im weitestmöglichen Ausmaße an.

Es wird sich nun lediglich darum handeln, festzustellen, was jetzt geschah. Waren die nun übrigbleibenden Pflanzen durch ihre missliebigen Eigenschaften „geschützt"?

Sie waren es in keiner Weise. Nachdem das Bevorzugte verschwunden war, musste das minder Bevorzugte heran. Und mangels des Besseren ist das Gute auch stets willkommen und ersetzt ersteres vollständig. Den Beweis liefert uns ein einziger Blick in die Natur: da wimmelt es von „Schutzmitteln" — nach Versicherung der Schutzmitteltheoretiker ist ja keine einzige Pflanze ganz ohne „Schutzmittel", weil sie dann sofort unterliegen würde[8]) — und da wimmelt es aber auch gleichzeitig von phytophagen Tierarten, die mit einem Appetit, den keine Theorie hinwegzuleugnen vermag, in dieser „geschützten" Pflanzenwelt fressend wüten. Stahl[9]) sagt selbst, dass es „denn auch wohl keine einzige Pflanze gibt, welche der Tierwelt nicht ihren Tribut zu zahlen hätte". Die sonderbare Ausflucht, die „Schutzmittel" seien nur „bedingt" wirksam, schützten nur gegen einige, nicht aber gegen alle Tiere, ist leicht zu widerlegen. Man fasse jene Tiere, gegen die die „Schutzmittel" angeblich wirksam sind, nur einmal zoologisch kritisch ins Auge und man wird leicht nachweisen können, dass diese Tiere ihre Normalnahrung ganz anderswo finden, einer anderen, vielleicht noch kräftiger „geschützten" Nahrung von Natur aus angepasst sind, dieselbe schonungslos vernichten und darum die angeblich

8) Stahl, Liebmann u. a.

9) Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. u. Med. XXII, N. F. XV, Sep. S. 2.

„geschützte“ Pflanze normal gar nicht benötigen und daher auch gar nicht angreifen.

Jedes phytophage Tier besitzt seine angestammte Normalnahrung normal in Fülle, mehr verlangt es gar nicht. Diese den Bedarf in der Natur vollauf deckende Normalnahrung aber ist dem Tiere gegenüber absolut ungeschützt — bezw. nur durch ihre Masse „geschützt“ —, wird in Unmengen vernichtet. In Spezialfällen mag ja das Leben einer Pflanze einmal von ihrer Bedornung oder ihrem scharfen Safte abhängen, wenn nämlich den ortsbewohnenden Tieren ihre Normalnährpflanzen ausgehen. Aber das ist eben ein Zufall und kein Naturprinzip.

Wir Zoologen vermögen angesichts des unermesslichen, vernichtenden Tierfraßes an einen wirksamen bewaffneten Schutz der Pflanzenwelt gegen Tiere nicht zu glauben. Gerne aber wollen wir an eine hier und dort wirksam gewesene „Auslese“ glauben, die das am meisten Begehrte verschwinden machte und das minder Bevorzugte — aber darum keineswegs Verschmähte oder gar „Geschützte“ übrig ließ. Dieses minder Bevorzugte gibt nun der heutigen Pflanzenwelt ihren anscheinend tierabwehrenden Zug, mit dem sich die heutige Tierwelt aber, wie das Naturleben zeigt, in vollem Umfange abgefunden hat und der den Pflanzen nunmehr nicht das mindeste nützt.

Ich habe das Wort „Auslese“ gebraucht und habe gezeigt, wie weit man mit meiner Auffassung der Dinge an die Lehre Darwin's, soweit sie das Walten einer im ausmerzenden Sinne wirksamen Selektion betrifft, heran kann. Wir können deren Grundlagen anerkennen, bis das Wort „Schutz“ fällt — dann scheiden sich die Wege. Die Auslese erzeugt minder begehrenswert scheinende Formen — einen wirksamen Schutz gegen wirkliche Feinde aber erzeugt sie nicht, weil die feindliche Tierwelt jeden Schutz durch stete unvermerkte Gegenanpassung zu nichte macht. Wohl kaum ein Tier der Erde ist durch dieses allmähliche Verschwinden des von ihm Bevorzugten und das Vortreten des von ihm minder Bevorzugten zugrunde gegangen. Wohl aber kann ein durch seinen Geschmackssinn (ohne Rücksicht auf Schutz, der ja bei Spezialisten gänzlich außer Betracht fällt) angepasster Spezialist bei Verschwinden seiner Pflanze mit verschwinden.

Das sind die Gedankengänge, die ich dem Leser zur reiflichen Erwägung vorführen möchte.

Und nun will ich mich der Kritik des experimentell-sachlichen Teiles des Liebmann'schen Artikels zuwenden. An ihm soll das soeben Entwickelte die Probe auf seinen Erklärungswert bestehen.

## II. Der Geschmackssinn der Vögel und die Wirksamkeit der „chemischen Schutzmittel".

Die Einleitung zu dem Artikel Liebmann's gibt neben einer Darlegung der leitenden Gesichtspunkte der Arbeit einen allgemeinen Überblick über den Verdauungsapparat und die Sinnesorgane der Vögel, soweit letztere in Beziehung zur Nahrungsaufnahme stehen.

Der Autor kommt zu dem sehr interessanten, für die Abwehr- und Anlockungstheorie indes doch vielleicht ein wenig unbequemen Schlusse, dass bei den Vögeln zum Auffinden der Nahrung das Auge die wichtigste Rolle spielt, dagegen Geruchs- und Geschmackssinn nur eine ganz untergeordnete. Das Innere der Mundhöhle samt der Zunge der Vögel ist hart und verhornt, Speichel wird sehr wenig abgesondert. Für die geringe Empfindlichkeit des Verdauungstraktes spricht schon die Tatsache, dass Sand und Steinchen ihm nichts anhaben, sondern von den Tieren vielfach freiwillig aufgenommen werden.

Ein sprechendes Beispiel für die ganz unerwartet große Geschmacksstumpfheit der Vögel geben die Experimente, die der Autor mit verschiedenen Vogelarten (vgl. S. 486 ff.) anstellte. Ich zitiere kurz hieraus.

(S. 487 ff.; Tannin.) „. . . Alle Vögel fraßen die gerbsäurehaltige[10]) Nahrung vollständig auf; kein einziger ließ etwa nach dem ersten Bissen ab, was er getan haben würde, wenn er ihm schlecht schmeckte."

„Kein Vogel erlitt irgendwelchen sichtbaren Schaden durch diese Experimente, trotzdem teilweise ganz beträchtliche Quantitäten Tannin vertilgt worden waren."

(S. 489—490; Zitronensäure.) „. . . wirkt in solchen Konzentrationen, wie sie in den folgenden Versuchen angewandt wurden, sehr scharf und ätzend."

Gequetschter Hanf und Ameisenpuppen, die 6 Stunden in einer etwa 7prozent. Lösung von Zitronensäure gelegen waren, wurden von drei Meisenarten, Stieglitz und Dompfaff, bezw. drei Meisenarten, Kleiber und Rotkehlchen, „scheinbar gern" verzehrt; zurückgelassen wurden nur die Hanfschalen.

„Endlich bekamen alle Vögel als Trinkwasser eine etwa $2^1/_2$prozent. Zitronensäurelösung; sie verweigerten dieselbe durchaus nicht."

(S. 490; Ameisensäure.) „Ferner warf ich Mehlwürmer in reine Ameisensäure hinein; die Kohlmeise holte mit dem Schnabel die sich lebhaft krümmenden Tiere heraus und fraß sie ohne weiteres mit Behagen stückweise auf."

10) D. h. künstlich mit Tannin vermischte Nahrung.

(S. 490; Pikrinsäure.) „Einen äußerst widerlichen Geschmack zeigt die Pikrinsäure, welche auch noch giftig ist. Selbst in minimalen Mengen genossen schmeckt sie entsetzlich . . . Deshalb scheint sie zu Experimenten über den Geschmack besonders geeignet, wenn man sie auch, soviel mir bekannt, bis jetzt im Pflanzenreiche noch nicht nachgewiesen hat."

„In einer etwa 3prozent. Lösung von dieser Säure wurde „Waldfutter" [11]) eine Nacht über stehen gelassen . . . Die aufgenommene Nahrungsmenge blieb beträchtlich hinter der normalen zurück [12]). Immerhin aber hatten beide Vögel (Kohlmeise und Grünfink) so viel verzehrt, dass Schnabel und Exkremente hochgelb gefärbt waren . . . Mehlwürmer, mit einem dünnen Pikrinsäurebrei bestrichen, wurden von der Meise anstandslos vertilgt. Irgendeinen sichtbaren Nachteil trugen die Tiere nicht davon."

(S. 492; Kaliumbioxalat, Sauerkleesalz.) „Da es sehr scharf schmeckt und außerdem giftig ist, scheint es als Schutzmittel sehr geeignet zu sein."

In einer bei Zimmertemperatur gesättigten Lösung dieses Salzes wurden Ameisenpuppen und gequetschte Hanfkörner mehrere Stunden lang eingeweicht. Erstere wurden hierauf an drei Meisenarten, letztere an diese und an Stieglitz und Dompfaff verfüttert. „Alle Tiere nahmen wiederholt davon, als ob es gewöhnliches Futter wäre; hätte es ihnen zu schlecht geschmeckt, so würden sie gleich nach dem ersten Versuche von ihrem Vorhaben abgelassen haben."

Die Versuche wurden noch mit größeren Salzmengen vorgenommen. „Schädliche Folgen traten nirgends ein, trotz der Giftigkeit für andere Tiere."

Lediglich der Milchsaft von *Euphorbia Myrsinites* konnte den Versuchstieren das Futter verekeln.

Zusammenfassend sagt der Autor selbst (S. 494):

„Was geht nun aus diesen Versuchen hervor? Jedenfalls so viel, dass der Geschmackssinn der Vögel nur sehr wenig ausgeprägt ist, wenn auch nicht behauptet werden kann, dass er vollständig fehlt. In solchen Quantitäten, wie sie hier verwandt wurden, kommen chemische Substanzen in Samen und Früchten kaum vor . . . Man kann also nicht erwarten, dass irgendwelche Substanzen, die als chemische Schutzeinrichtungen angesehen werden können, auf Vögel irgendwie einwirken . . ."

Ich habe den Worten des Autors nichts zuzufügen. Seine Worte besagen klar: Es gibt keine wirksamen chemischen natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Vogelfraß.

11) Käufliche Nahrung der Körnerfresser, der Hauptsache nach Samen von „*Picea excelsa*, *Phalaris canariensis*, *Panicum miliaceum*, *Brassica*-Arten, *Cannabis sativa*, *Linum usitatissimum*, *Dipsacus laciniata* und *Lactuca sativa*".

12) Hier spielt möglicherweise die durch die Pikrinsäure verursachte auffallende intensive Gelbfärbung des Futters mit.

Wir halten diese Konstatierung schon hier fest und legen damit die gesamten „chemischen Schutzmittel" gegen Vogelfraß ebenso berechtigt als gänzlich unwirksam ad acta, wie wir seinerzeit die „chemischen Schutzmittel" der Rinden unserer Holzgewächse gegen Säugetierfraß ad acta gelegt haben[13]). Und in beiden Fällen habe ich den Nachweis allein mit den eigenen Worten der Autoren, die doch ausgezogen waren, um die Wirksamkeit der Schutzmittel nachzuweisen, führen können. Beiden Autoren muss voll und ganz eines zugestanden werden — die unbedingte wissenschaftliche Wahrhaftigkeit, mit der sie die Ergebnisse ihrer Experimente darlegen, auch dann, wenn sie ihrer Theorie entgegenlaufen. Nur diese Wahrhaftigkeit, dieses Nichtsverschweigen hat den Nachweis ermöglicht.

Seinen eigenen Untersuchungen fügt der Autor noch die Erwähnung gleichsinniger Forschungsergebnisse anderer an. Man hat überhaupt erst im Jahre 1904 Geschmacksorgane in der Mundhöhle — nicht auf der Zunge! — der Vögel nachgewiesen; diese Sinnesorgane stehen jedoch hinter jenen der Säugetiere weit zurück.

Dr. O. Heinroth (zitiert auf S. 497) schreibt: „. . . Wäre der Geschmack für den Vogel wirklich sehr wichtig, so würden Beeren, Mehlwürmer, Eicheln und andere festschalige Futtermittel nicht unzerstückelt verschluckt werden, wie dies bekanntlich doch meist geschieht."

Und auf S. 498 sagt der Autor:

„Bei den Körnerfressern aber, die ihre Nahrung zerbeißen, ist ein Schmecken deshalb nicht möglich, weil nur nasse oder eingespeichelte Substanzen mittels des Geschmackssinnes wahrgenommen werden können; die fleischigen Früchte und Tierchen jedoch, die diese Bedingung erfüllen, werden von Körnerfressern verschmäht, von Weichfressern dagegen unzerkleinert verschluckt, wobei eine Einwirkung auf den Geschmack auch nicht stattfindet."

## IV. Die „Abwehrmittel" gegen Körnerfresser.

Auf S. 449 ff. bespricht der Autor die Einteilung der Vögel in „Körnerfresser" und „Weichfresser".

Die Körnerfresser besitzen einen kurzen, starken Schnabel, einen sehr kräftigen Muskelmagen und nähren sich von hartem Futter, vorwiegend Körnern und harten Früchten, die sie zumeist mit dem Schnabel zerstückeln und mit dem Muskelmagen zermahlen.

Die Weichfresser besitzen einen längeren, dünneren, zum Hervorholen von kleinen Tieren, nicht aber zum Zerkleinern geeigneten Schnabel, einen muskelschwachen Magen und nähren sich

13) Vergl. meine eingangs zitierte kritische Abhandlung über die Arbeit A. Räuber's.

in erster Linie von Insekten, Würmern u. dgl., in zweiter von fleischigen Früchten, also durchwegs von weicheren Objekten, die sie in der Regel unzerstückelt hinunterschlucken.

Mit dem Blicke des Unbefangenen sehen wir hier zweierlei.

1. Fall. — Vögel, die vorwiegend von Samen leben. Wenn sie davon leben, zerstören sie zweifellos die Samen. Und wenn sie davon leben, können die Samen ihnen gegenüber nicht „geschützt" sein. Also: „unbefugter" Fraß, d. i. reine Vernichtung, Fehlen wirksamer Schutzmittel, Weiterbestand der Pflanze durch Überproduktion gesichert.

2. Fall. — Vögel, die normal von Kleintieren, ausnahmsweise — oder sagen wir fallweise — von fleischigen Früchten leben [14]). Der Befall der Fleischfrüchte ist wohl weit minder belangreich als der Samenbefall im vorigen Falle, da dort eine Normalnahrung, hier aber nur eine Eventualnahrung vorliegt. Es ist absolut nicht einzusehen, warum für diesen sicherlich viel schwächeren Befall der im vorigen Falle wirksam gewesene allgemein gültige Modus der Arterhaltung nicht hinreichen sollte — warum dem Zufalle, dass hier die Samen keimfähig durchgehen, eine prinzipielle Bedeutung zugemessen werden soll. Dieser Zufall mag die Zahl der Individuen dieser Sträucher vermehren — für die Sicherstellung der Artexistenz aber genügt, wie im vorigen Falle, so auch hier, ganz gewiss die einfache Überproduktion an Samen. Ich wenigstens sehe nicht ein, warum das, was dort weit heftigeren Angriffen standhielt, hier für den schwächeren Befall nicht genügen sollte. Niemand kann beweisen, dass — einzelne ganz spezialisierte Fälle extremer Anpassungen ausgenommen [15]) — der sogen. „befugte" Fraß für das Bestehen der Pflanzenarten notwendig ist. Und um die Notwendigkeit allein handelt es sich doch. Eine einfache Förderung mag das Vegetationsbild beeinflussen, ist aber prinzipiell bedeutungslos.

Wir haben eine so ungeheure Fülle von Pflanzen, die ohne „befugten" Fraß auskommen, ja die sogar „unbefugt" aufs äußerste

14) Erst im Herbst (früher reifen die Früchte in der Regel nicht) nehmen die Weichfresser neben der Kerbtiernahrung auch fleischige Früchte an.

15) An anderer Stelle möchte ich mich ausführlicher über solche Fälle — ein Beispiel für dieselben ist die Mistel — äußern. Hier sei nur kurz erwähnt, dass die völlige Abhängigkeit einer Pflanze von der Verbreitung durch Tiere nichts Primäres, nichts Prinzipielles an sich haben kann, sondern nichts ist als ein Zufall. Primär kann sie nicht sein, denn ehe ein Vogel eine Frucht fraß und dadurch verbreitete, musste diese Frucht doch gewachsen sein und die Pflanze musste ohne Vogel bereits Erdalter hindurch gelebt und sich fortgepflanzt und verbreitet haben. Der Vogel hat ihre Verbreitung darum nicht gesichert, sondern nur modifiziert, von sich abhängig und damit in gewissem Sinne sogar unsicher gemacht. Das ist kein Prinzip, sondern dasjenige, was wir — ohne uns vor dem deutschen Worte zu scheuen — „Zufall" nennen.

geplündert werden und die doch gemeiner, häufiger und weiter verbreitet sind als viele „befugt" gefressene, eine solche Fülle, dass wir nicht begreifen können, warum gerade die wenigen „befugt" gefressenen unbedingt auf diesen Fraß angewiesen sein sollten, weshalb gerade bei ihnen die Natur ein neues Erhaltungsprinzip nötig gehabt haben sollte.

Überlegungen solcher Art indes liegen abseits vom Wege des Autors der rezensierten Arbeit.

Ein kurzer Blick auf den Weg, den er gekommen, lässt uns seinen Standpunkt verständlich erscheinen.

Er kommt aus der Schule der Selektion.

In Pflanzen- und Tierwelt tobt der Daseinskampf; die Pflanze kämpft so gut wie das Tier. Hätte sie keine Waffen, so ginge sie unter. Jede Pflanze muss demnach Waffen haben. Sein Thema lautet: Suchet die Abwehrmittel der Pflanzen und zeiget ihre Wirksamkeit im einzelnen.

Die Körnerfresser vernichten nun die Samen gewisser Pflanzen. Um nicht unterzugehen, müssen diese Pflanzen an Früchten und Samen „Abwehrmittel" gegen die Körnerfresser ausbilden.

Anders liegt der Fall bei den Weichfressern. Die Weichfresser vernichten mit ihrem Fraß keine Samen, sie verbreiten solche im Gegenteile. Um Vorteile zu haben, um im Daseinskampfe zu bestehen, haben nun diese Pflanzen die Weichfresser in ihren Dienst gestellt, sie haben an den Früchten „Anlockungsmittel" für diese ausgebildet.

Es ist nicht zu leugnen, dass die Sache in dieser Form nicht nur interessant, sondern auch völlig plausibel klingt. Wenn man nämlich den Detailgang der einzelnen hierzu notwendigen selektiven — (an anderes als an Selektion kann ja hier nicht gedacht werden) — Vorgänge nicht weiter verfolgt. Dann kann man ohne weiteres an den Nachweis der „Anlockungsmittel" einerseits, der „Schutzmittel" anderseits gehen. Man kann sicher sein, auf jeder Seite übergenug zu finden, das sich derart deuten lässt.

Der kritische Geist aber sollte sich vorerst wohl doch noch einige Gedanken machen. Er sollte vorerst doch überlegen, ob dasjenige, was weiter oben über die beschränkte Wirksamkeit von Schutzmitteln ausgeführt wurde, nicht vielleicht auch hier Geltung habe. Die „Schutzmittel" wären ja hochwertvoll, wenn wir es nur mit körnerfressenwollenden Vögeln zu tun hätten. So aber haben wir es mit tatsächlich körnerfressenden zu tun — und die fressen die Körner wirklich und kümmern sich nicht im mindesten um die vielen „Abwehrmittel", die wir Menschen mit einigem Eifer an den Körnern ausfindig machen. Was aber die Wirksamkeit der „Abwehrmittel" gegenüber den „anderen" Vögeln anbelangt, so sind diese „anderen" Vögel eben keine Körnerfresser oder doch

keine, die von solchen Körnern leben. Sie brauchen und suchen unsere Körner gar nicht, sondern suchen und fressen andere Körner, die vielleicht noch viel hübschere „Abwehrmittel" besitzen als unsere.

Die Körner also werden gefressen — ob mit oder ohne „Schutzmittel" ist gleichgültig. Dass die Pflanze darum nicht ausstirbt, verdankt sie also nicht den an maßgebender Stelle ganz unwirksamen „Abwehrmitteln", sondern der einfachen Tatsache, dass sie so viel Samen produziert, dass außer den von Vögeln (und anderen Tieren) gefressenen immer noch genug zur Fortpflanzung des Gewächses übrig bleiben.

Was aber die anscheinend abwehrenden Eigenschaften dieser Früchte und Samen anbelangt, so ist beispielsweise ihre Harthäutigkeit meines Erachtens gar nichts so Verwunderliches und ohne weiteres auch ohne tierische Selektion leicht verständlich. Ein Same muss den Winter überdauern, muss Kälte, Hitze, Feuchtigkeit, mechanische und chemische Einflüsse u. s. w. überstehen — wie sollte er anders sein als hart und trockenhäutig?! Sind nicht auch die Tiereier harthäutig?! Und gewiss würden wir auch an den Tiereiern alle möglichen Zierraten und Anhängsel finden, wie an den Samen, wenn das Tierei nicht den Eileiter passieren müsste. Ich erinnere nur an die Skulptur und Form mancher Schmetterlingseier. Der Ausbildung aller möglichen Anhänge an den Samen aber steht so wenig entgegen, wie den bizarrsten Ausbildungen an Pflanzenblättern und Blüten.

Und sind trockenhäutige Pflanzenteile, z. B. Hüllschuppen, Rinden u. s. w. nicht in der Regel auch unscheinlich gefärbt?! Bräunlich ist eben die Hauptfarbe trockenhäutiger Gewebe nicht nur im Pflanzenreich, sondern auch im Tierreich (z. B. Orthopterenflügel etc.). Braucht man da unbedingt eine tierische Selektion zur „Erklärung"?

Aber gesetzt auch, wir liebten die Selektion so sehr, dass wir sie auch hier um keinen Preis missen möchten, — an einen „Schutz" und eine „Abwehr" ist immer noch kein Gedanke.

Die Selektion arbeitete einfach so, dass das Bevorzugte allmählich unterging und das minder Bevorzugte — eben die Dinge in ihrer heutigen, anscheinend abwehrenden Form — übrig blieb. Wird dies nicht gefressen? Ein Blick auf die Körnerfresser zeigt uns, dass es genau so gut gefunden und gefressen wird, wie einst das minder Selektierte, Einladendere, von dem die Vorfahren unserer Vögel (vielleicht) lebten. Die Gestalt mag sich zum minder Einladenden geändert haben — ein „Schutz" ist hieraus in keiner Weise erwachsen, denn die heutigen Vögel sind eben wieder den heutigen Früchten angepasst und fressen sie.

Diese Überlegungen — für uns alles Wiederholungen von weiter oben bereits Dargelegtem — haben für uns etwas so überraschend Einfaches, Natürliches, Zwingendes, dass uns der Eifer, mit dem die Wissenschaft „Schutzmittel" sucht, seltsam verwunderlich berührt.

Und seltsam verwunderlich sind uns viele Vermutungen und Schlüsse, die der Autor im zweiten Teile seiner Arbeit, der von den nichtfleischigen, mit „Abwehrmitteln" gegen Körnerfresser versehenen Früchten und Samen handelt, äußert. Ich überlasse es dem nunmehr aufmerksam gemachten Leser, diese Dinge kritisch dort nachzulesen. An dieser Stelle würde ihre Erörterung zu weit führen.

Dass aber das im voraus gegebene Thema „Selektion" und „Schutzmittel" auch die Logik beeinflusst, mag nur an etlichen Proben dargelegt werden.

S. 776. — „Die nichtfleischigen Samen und Früchte sind also nicht an den Tierfraß, speziell Vogelfraß, angepasst und müssen lästige Feinde fernzuhalten suchen. Wie aber schon am Anfang der Arbeit hervorgehoben wurde, bieten alle Schutzeinrichtungen nur einen relativen, keinen absoluten Schutz. Man darf sich deshalb nicht wundern, wenn man durch Beobachtungen findet, dass große Mengen nichtfleischiger Samen und Früchte, besonders kleinere, den körnerfressenden Vögeln als willkommene Speise dienen. Diese Tatsache ist für die Landwirtschaft von weittragendster Bedeutung, weil auf diese Art zahllose Unkrautsamen vernichtet werden . . .[16])."

Größere Bedeutung für die Landwirtschaft dürfte vielleicht doch der Fraß an Kultursämereien beanspruchen. Übrigens ist die Tatsache der Vernichtung „zahlloser Unkrautsamen" ein etwas einseitiger Trost und sicher keine Empfehlung für die Wirksamkeit von Schutzmitteln. Denn der Vogelfraß unterscheidet ja nicht kritisch Kultursämereien und Unkrautsamen, sondern trifft rücksichtslos beide.

S. 782. — „Eine Familie, die von Vögeln besonders gern heimgesucht wird, ist die der Compositen; daher zeigt gerade diese Familie die verschiedensten Organe zum Schutze gegen solchen unbefugten Vogelfraß[16])."

Der Schluss ist etwas seltsam; ein Unbefangener könnte kaum anders sagen als: Je mehr Schutzorgane da sind, desto weniger gerne werden wohl die Pflanzen von Vögeln heimgesucht. Der Autor verwechselt unbewusst das supponierte Heimsuchenwollen mit dem effektiven Heimsuchen; letzteres kann nur ein Beweis

16) Sperrdruck von mir.

dafür sein, dass die Pflanzen den Vögeln zusagen, also keine wirksamen Schutzmittel gegen dieselben besitzen.

Mehr als einmal geht der Autor an der einfachen Lösung des Problems durch den Satz von der zureichenden Überproduktion vorbei, ohne sie aufzugreifen.

S. 789. — „... *Taraxacum* und die übrigen Früchte fielen allen verwendeten Tieren (Dompfaff, Stieglitz, Meisenarten) verhältnismäßig leicht zum Opfer; auch in der Natur werden sie massenhaft von Körnerfressern vertilgt ... Trotzdem weiß jeder, dass gerade die genannten Pflanzen zu unseren gemeinsten Unkräutern gehören. Das liegt daran, dass die Früchte von der Pflanze in großen Mengen erzeugt werden ..."

S. 798. — „... Die Pflanze (es ist von den Früchten von *Dipsacus laciniatus* die Rede) entgeht der Vernichtung dank ihrer massenhaften Erzeugung. Jeder Körnerfresser verzehrt sie gern, weshalb sie in dem für diese Tiere bestimmten, käuflichen Futter enthalten zu sein pflegen."

Auch an anderen Orten ist dieser klare Gedanke ausgedrückt, leider aber unangewandt geblieben.

Der Autor ist indes in allen Fällen streng gerecht und führt auch jene Fälle, die seinen Voraussetzungen widersprechen, gewissenhaft auf.

S. 805. — „Nach allen hier angestellten Erörterungen dürfte soviel sicher sein, dass den meisten ätherischen Ölen der Umbelliferen neben etwaigen anderen Funktionen die des sehr wirksamen Schutzes gegen unbefugten Vogelfraß zukommt ..."

Und hierzu S. 806. — „Ob die ätherischen Öle der Früchte ihren stammesgeschichtlichen Ursprung lediglich der auslesenden Wirksamkeit der Vögel verdanken, erscheint einigermaßen fraglich, da auch alle anderen Teile der Doldengewächse von ätherischen Ölen durchtränkt sind[16])."

Es wäre in diesem Falle zweifellos recht erzwungen, wollte man den Ölgehalt speziell der Samen mittels Selektion durch Vögel erklären.

Auch an der Tatsache der Geschmacksspezialisation der Tiere mit ihren unerforschlichen, im Tierbau und nicht im Pflanzenbau begründeten Geheimnissen gleitet der Autor vorüber.

S. 807. — (Es ist die Rede von den Samen der *Papilionaceen*. Der Autor findet es begreiflich, dass die Vögel den großen, festen Hülsen mancher Arten nicht beikommen können; ebenso können sie manche besonders harte Samen nicht zerbeißen.) „Ganz neu und unerwartet ist jedoch die Tatsache, dass die übrigen (kleineren) reifen Samen und sämtliche halbreifen verweigert wurden, obgleich sie leicht zu bewältigen sind und weder besonders scharf riechen noch schmecken, wenigstens unseren Sinnesorganen nach

zu urteilen. Auch durch Aussehen und Form unterscheiden sie sich nicht wesentlich von anderen Samen und Früchten; daher wurden sie ja von den Tieren auch zunächst probiert und erst dann verschmäht."

Die Schutzmitteltheorie erklärt solche Tatsachen nicht. Sie lässt das Thema einfach fallen. Im Satze von der Spezialisation der Tiere jedoch liegt die natürliche, ungezwungene Erklärung für alle Ablehnungen.

S. 810. — „Manche Forscher, besonders Focke und Buchwald, vertreten die sonderbare Ansicht, dass die Ausbreitung der *Leguminosen*-Samen durch umkommende Vögel erfolgt, so bei Erbsen, Bohnen und anderen Hülsengewächsen mit nahrhaften Samen. Weil viele Vögel ihre Nahrung vor der eigentlichen Verdauung eine Zeitlang im Kropfe behalten, soll die Möglichkeit gegeben sein, dass bei gestorbenen Tieren die Samen von hier aus ins Freie gelangen und dort keimen. Focke selbst hat einen solchen Fall beobachtet, glaubt aber wegen der Zufälligkeit dieser Verbreitungsart nicht, dass sie häufiger vorkommt; Buchwald jedoch hält sie für wichtiger."

Ich denke doch, es wird niemand behaupten, dass auf diesem etwas gar zu seltsamen Wege eine Selektion wirksam sei. Man sollte kaum vermuten, dass derlei abgequälte Erklärungen im Ernste abgehandelt werden.

S. 814. — „*Chenopodium glaucum* wurde vom Dompfaff angenommen, vom Stieglitz aber zurückgewiesen[16]). — Das Chenopodiaceen-Beet ist als Futterplatz bei Sperlingen recht beliebt."

Noch klarer sprechen folgende Stellen dafür, dass die Abweisung auf Grund der Geschmacksspezialisation von vornherein, ehe noch ein Schutzmittel wirksam sein konnte, erfolgt.

S. 825. — „Schwartz beobachtete oft, dass die Versuchstiere manche Samen schon beim bloßen Anblick verschmähten, ohne sie erst gekostet zu haben."

„Vögel, welche von den gewöhnlichen ‚Körnern' leben, werden alle Samen, die nicht die Normalform eines ‚Kornes' haben, unbeachtet lassen[16]), weil sie sie nicht als genießbar erkennen."

Was ist dies wohl anders als die Bestätigung der weiter oben aufgestellten Behauptung, dass ein Tier nur seine Normalnahrung suche und annehme, alles andere aber gar nicht beachte?!

„Auch Samen, die von der für jede Vogelart normalen Größe abwichen, fanden keine Berücksichtigung[16]). Die kleinschnäbligen Körnerfresser kümmerten sich nicht im geringsten um die großen Samen der Eichen und Zirbelkiefer . . . Der Kreuzschnabel verweigerte von Anfang an alle Samen, welche nicht größer waren als ein Hirsekorn . . ."

„Oft ist auch die Normalfarbe der Sämereien von ausschlaggebender Bedeutung.“ (Der Kreuzschnabel bevorzugte dunkelbraune Körner, die Koniferensamen ähnelten, ließ dagegen hellgelbe liegen; Stieglitz und Hänfling wiesen lange Zeit trotz Hungers ein sonst gern gefressenes Futter zurück, als es blau gefärbt worden war. Auch durch Pikrinsäure hochgelb gefärbtes Futter wurde ohne Kostprobe verschmäht.)

Diese Versuchsergebnisse zeigen klar, wie hoch die Ernährungsspezialisation der Tiere gediehen ist und wie verfehlt es ist, alle möglichen Tiere mit allen möglichen Pflanzen einfach zusammenzustellen und nun mit menschlichem Raten und Deuten ergründen zu wollen, wodurch das eine vor den anderen „geschützt“ ist.

Als erste, wichtigste gegebene Tatsache muss die Ernährungsspezialisation jeder einzelnen Tierart untersucht und kritisch in Rechnung gestellt werden, und zwar dies ehe überhaupt mit einem Fütterungsversuch auch nur begonnen wird. Jedem Tier darf nur die seinem natürlichen Geschmack entsprechende Spezialnahrung vorgelegt werden, sonst ist der Versuch ebenso wertlos, wie wenn man einem Menschen Gras und Regenwürmer vorlegen würde und untersuchen wollte, wodurch diese beiden vor ihm „geschützt“ sind. Sie sind sicher nicht „geschützt“, und er nimmt sie dennoch nicht an — einfach weil er sie nicht mag, weil sie nicht zu seiner normalen Nahrung gehören.

S. 827. — „In Übereinstimmung mit der guten Ausbildung des Vogelauges[16]) sind Schutzfarben äußerst wichtig, weil sie die Körner vor den Blicken der Vögel verbergen[16]).“

Dementgegen möchte ich folgendes festlegen:

Wenn ein scharfäugiges Tier — und die Scharfsichtigkeit stoßender Raubvögel, nächtlich jagender Eulen u. dgl. ist zuweilen eine für uns Menschen nahezu unfassbare — wenn ein scharfäugiges Tier sucht, dann findet es die Samen auch nach der Form allein und bedarf der Hilfe der Färbung nicht.

Wir nehmen ja auch im Grün der Wiese jede bestimmte Blattform wahr, wenn wir danach suchen, und wir sehen die unreifen Äpfel im gleichfarbigen Laub ganz gut, wenn wir überhaupt auf den Baum blicken. Unansehnliche Färbung mag einen Gegenstand vor einem achtlos Vorübergehenden verbergen, vor einem unablässig danach suchenden Spezialisten aber sicherlich nicht.

S. 827. — „Selbstverständlich ist keine der genannten Schutzeinrichtungen vollkommen zuverlässig. Besonders die kleinen Samen und Früchte haben viel unter Vogelfraß zu leiden, aber diese Tatsache ist von größter Bedeutung einerseits für die Erhaltung unserer Körnerfresser im Winter . . . und anderseits für die Vernichtung zahlreicher Unkrautsamen[16]).“

Ich möchte niemanden kränken — aber dieser Satz erscheint mir wie ein Bocksprung der Logik. Die Samen sind geschützt — aber wie gut ist es, dass sie nicht geschützt sind, weil dadurch die Körnerfresser im Winter die nötige Nahrung finden und Unkräuter vernichtet werden.

Auch aus dem Anhange zur Arbeit des Autors — worin etliche Einrichtungen besprochen werden, die „ohne weiteres als Schutzmittel gegen Tierfraß erkennbar sind" (S. 833), gegen Vögel aber nichts nützen, daher „anderen Tieren" gegenüber wirksam sein müssen — ließe sich leicht eine Lese bedauerlicher Erzwungenheiten herausgreifen.

Nur etliche Beispiele.

Auf S. 833 spricht der Autor von den Borstenhaaren im Innern der Rosenfrüchte.

„Über die Funktionen dieser Haare ist meines Wissens bis jetzt nichts bekannt. Nach eingehender Untersuchung der Frage glaube ich ihre Bedeutung darin gefunden zu haben, dass sie als Schutzeinrichtung gegen Mäuse wirken[16]), welche unbefugterweise den harten Kernen (nicht dem Fleische!) der Hagebutten nachstellen."

Ich kann mir mit aller redlichen Mühe nicht vergegenwärtigen, wie sich ein Unbefangener ernstlich das Entstehen der Borstenhaare in den Rosenfrüchten im Wege einer Selektion durch Mäuse vorstellt. Man halte sich vorurteilsfrei das Walten der Auslese vor Augen — und man wird nicht begreifen, wozu solche abgequälte Unbedingtdeutungen nur ersonnen werden. Gedient ist doch niemandem damit, am allermindesten der Wissenschaft.

Auf S. 834 wird die Tanninhaltigkeit der peripheren Schichten mancher Samenschalen besprochen; gegen Vögel wirkt sie nicht, da diese die Früchte unzerkleinert verschlingen.

„Die Bedeutung der geschilderten Einrichtungen erhellt vielmehr aus Erfahrungen, die jedermann selbst schon gemacht hat. Wenn man beim Verzehren von Johannis-, Stachel- oder Weinbeeren zufällig einmal auf einen Kern beißt, nimmt man sofort einen intensiv bitteren und zusammenziehenden Geschmack wahr und hütet sich deshalb, ein zweites Mal einen Kern zu verletzen. — Ebenso dürfte es den Säugetieren beim Vertilgen solcher und ähnlicher Fleischfrüchte ergehen[16]). Auf diese Art wird die drohende Vernichtung[16]) der Kerne durch Säugetiere vermieden . . ."

Zerbeißen wir und die Säugetiere (welche?) die Weinbeerenkerne wirklich darum nicht, weil sie bitter sind? Und würden wir wirklich alle zerbeißen, wenn sie nicht bitter wären? Wurden wirklich alle nicht bitteren zerbissen und starben aus — nur so ist doch Selektion denkbar? Ich glaube, es kümmert sich kein Wein-

trauben fressendes Tier um die Kerne dieser Früchte; es spuckt sie aus oder verschluckt sie, gleichgültig, ob sie bitter sind oder nicht, worauf sie sicher vielfach, wie beim Menschen, unverdaut den Darm passieren. Dass in diesem Falle irgendwo eine „drohende Vernichtung", die durch Bitterwerden abgewehrt wird, gesehen werden könnte, wird jedem Unbefangenen befremdlich scheinen.

Noch ein Beispiel für Annahmen und Beweise, die sich um sich selbst drehen.

S. 835. — „Bei den unreifen Fleischfrüchten ist der Wert dieser Eigenschaften des Fruchtfleisches (es handelt sich um den Gehalt an schlechtschmeckenden oder giftigen Stoffen) völlig klar. Es darf nicht verzehrt werden, weil die Samen noch nicht die nötige Ausbildung erfahren haben. Schwieriger liegen die Verhältnisse bei denjenigen reifen Früchten, welche den schlechten Geschmack bewahrt haben. Vielleicht soll der unbefugte Fraß gewisser Tiere verhindert werden, die das Fleisch stückchenweise vertilgen, ohne dabei die Kerne zu verbreiten; z. B. wäre an manche gefräßige Schneckenarten, mehrere Raupen, Würmer und einige kleinere Säugetiere zu denken. Die widerlich schmeckenden Arten haben vor den angenehmen den Vorteil, dass sie von solchen Tieren nicht angegangen werden können und trotzdem für Vögel genießbar bleiben. Allerdings ist dann ebensogut der befugte Fraß der Säugetiere unmöglich; wenn wir aber bedenken, dass schlecht schmeckende Fleischfrüchte gewöhnlich an Standorten wachsen, die nur für Vögel leicht erreichbar, für Säugetiere aber unzugänglich sind, so scheint dieser Einwand wesentlich gemildert zu sein."

Wohl nicht zu mildern ist indessen der Einwand, dass wir mit solchen Betrachtungen nicht vorwärts kommen können, sondern nur im Kreise gehen.

Lassen wir es bei diesen Proben — deren wir ungezählte herausgreifen könnten — bewenden und zitieren wir, was der Autor zusammenfassend über die vorangegangenen Versuche, die unreife und halbreife Samen zum Gegenstande hatten, sagt.

S. 820. — „Als Schutzmittel gegen unbefugten Vogelfraß ist die chemische Beschaffenheit also kaum zu deuten. Diese Feststellung ist insofern wichtig, als die chemischen Eigenschaften der reifenden Früchte wiederholt als Schutzeinrichtung gegen Vögel angesprochen wurden und gegenüber anderen Tieren[16]) (Säugetieren, Schnecken, Raupen) tatsächlich auch wirksam sind."

Hier — beim Versagen der chemischen Schutzmittel — stellen sich wieder die typischen „anderen Tiere" der Schutzmitteltheorie ein, um die Theorie zu retten.

Was die reifen Samen anbelangt, so fasst sich bei diesen der Autor experimentell kürzer.

S. 821. — „Größere Samen und (nichtfleischige!) Früchte aller Familien sind ihrer gelblichen oder bräunlichen Farbe halber schlecht sichtbar und bieten wegen ihrer Härte dem Schnabel der Körnerfresser manche unüberwindliche Schwierigkeiten. — Kleine Samen und Früchte besitzen ebenfalls eine Schutzfarbe, sind aber oft nachgiebig und müssen massenhaft gebildet werden, damit eine genügende Anzahl am Leben bleibt. Von großer Bedeutung sind auch gute Verbreitungseinrichtungen . . . u. s. w.

Das ist alles, restlos alles, was uns von den „Schutzeinrichtungen" der nichtfleischigen Samen und Früchte gegen „unbefugten" Vogelfraß geblieben ist.

Die chemischen Schutzmittel — Geruch, Geschmack, Giftigkeit — haben uns bei genauem Hinsehen vollkommen im Stiche gelassen. Nicht nur uns Zweifler, sondern auch den Forscher, der auszog, ihre Wirksamkeit zu erweisen. Auch die mechanischen Waffen — Haare, Stacheln und andere dräuende Gebilde — sind laut experimentell gewonnener Erfahrung desselben Forschers in Anbetracht der Unempfindlichkeit der Mundhöhle der Vögel nicht als wirksame „Schutzmittel" anzusprechen.

Bleibt uns nichts, nichts als die dürftigen Eigenschaften einer unansehnlichen Färbung und — nicht einmal für alle — einer harten Samenschale.

Beide gewinnen uns wohl kaum mehr ab als ein zweifelndes Lächeln.

Was die unansehnliche Färbung anbelangt, so denke ich da an die Spechte und Spechtmeisen, die ich im benachbarten Waldparke des kaiserlichen Lustschlosses Schönbrunn so oft beobachtete. Ihre Nahrung ist nicht unansehnlich gefärbt — sie ist überhaupt unsichtbar. Sie ist verdeckt unter Baumrinde u. dgl. — und die Vögel finden sie doch!

Wenn alle Tiere verhungern müssten, deren Nahrung nicht grell und auffällig gefärbt vor ihnen liegt — dann könnten wir den Umfang unserer Zoologiebücher wohl gewaltig reduzieren.

Nein — jedes Tier weiß seine Normalnahrung zu finden, sie mag grellfarbig, schutzfarben oder überhaupt nicht sichtbar, verborgen in Holz oder Erde sein. Es hat ja den ganzen Tag nichts zu tun als seine Nahrung zu suchen. Überdies sehen und kennen ja die körnerfressenden Vögel schon von weitem die Pflanzen, deren Samen ihnen zur Nahrung dienen. Diese Samen unter den ihnen bekannten Pflanzen aufzupicken, haben sie Scharfblick und Zeit genug.

Überdies beweist ein naiver Blick in die Natur: die unansehnliche Färbung der Samen ist kein Hindernis, dass nicht ungemessene Vogelscharen diese Samen wirklich zu finden und von ihnen zu leben wüssten.

Und gleiches gilt von der harten Samenschale. Die Samen werden gefressen trotz der harten Schale und wenn ein Same wirklich einmal für einen Vogel zu hart ist, so ist dies eben Zufall. Einen Vorteil gegenüber den anderen, gefressenen Samen aber hat der harte Same nicht, denn die Pflanzen mit weicheren Samen sind genau so existenzfähig wie die hartsamigen — und einzig und allein nur darum handelt es sich doch. Zudem sagt der Autor selbst, dass viele dieser Samen „nachgiebig" seien.

Nein — wir sind mit der ganzen Schutzmittelhistorie — man verzeihe das drastische Wort — Karussell gefahren und steigen nun, etwas schwindlig noch, ab. Und zum Absteigen reicht uns der Autor, der unsere Kreisfahrt geführt, unabsichtlich und unbewusst, selber die Hand.

Er weiß es wohl nicht, dass er mit den Worten, die er dieser Schutzmittelzusammenstellung anfügte, das ganze Problem gelöst hat.

„. . . sie müssen massenhaft gebildet werden, damit eine genügende Anzahl am Leben bleibt.

Das ist alles, das ganze Um und Auf der Lösung des Problems — es ist der Satz von der „zureichenden Überproduktion", den ich weiter vorne aufgestellt habe.

Die „Schutzeinrichtungen" aber sind endgültig versunken.

* * *

Und nun noch ein letztes Wort.

Was verliert die Deszendenzlehre, wenn ihr die Schutzmitteltheorie genommen wird?

Ich denke, wohl nichts.

Dass es Dinge gibt, die man nicht mit Selektion erklären kann, hat die heutige Wissenschaft längst zur Kenntnis genommen. Dass es ein Substanzproblem gibt, eine unlösbare Frage nach dem Wesen der Materie und der Energien, und dass die unendliche Formen- und Farbenfülle der Natur ein Teil dieses unlösbaren Problems der Materie ist und bleiben wird — das konnte die biologische Wissenschaft wohl nur vorübergehend vergessen. Formen und Farben ohne Bedeutung weist uns das Mineralreich zur Genüge.

Und der „Kampf ums Dasein" darf kein Schlagwort sein, das uns blind für alles andere macht. Es ist nicht wahr: Die Pflanze kämpft gar nicht mit dem Tier, sondern sie zahlt kampflos einen Tribut. Und sie kann ihn zahlen, weil sie neben dem Tribut noch Individuen genug hat, die ihre Art in gleicher Fülle fortpflanzen.

Und wenn wir die letzten Ursachen hereinziehen, die den Kampf der Theorien einst entfacht, die Ursache, warum die Selektionstheorie einst geschaffen wurde — nämlich das eifrige Verteidigen und Begründen der damals jungen, stark bekämpften Deszendenztheorie — dann müssen wir uns wohl fragen, ob der Lärm

mit dem Selektionsproblem nicht heute schon etwas überlebt, zu spät, im Grunde schon zwecklos ist.

Denn die Deszendenztheorie, die damals verteidigt werden musste mit allen Mitteln, sie ist heute die unbeschränkte Herrscherin im Reiche der biologischen Wissenschaften. Wir brauchen nicht mehr zu fürchten, sie zu verlieren, auch wenn wir an die Allmacht der Selektion nimmermehr glauben wollen, auch wenn wir den Kampf ums Dasein in etwas anderem Lichte sehen als die nächstvordere Forschergeneration.

Wir dürfen uns frei fühlen und unbeschwert — das was an echten Werten die Naturwissenschaft des letzten Halbjahrhunderts errungen, die neue Blüte seit Darwin, das kann uns nicht mehr genommen werden und das nehmen auch wir ihr nicht. Auch dann nicht, wenn wir manchen Auswüchsen der Selektionstheorie entgegentreten, auch dann nicht, wenn wir hinter Fragen, die beantwortet schienen, wieder das alte, peinliche Fragezeichen setzen.

Auch Zurückgehen kann ein Fortschritt sein, wenn es das Zurückgehen von einem Irrtum war. Und ein Fragezeichen an richtiger Stelle kann tieferes Wissen sein als eine irrige Antwort.

---

# Über Vererbung und Variabilität bei Bakterien.

## Ein Beitrag zur Entwicklungslehre.

### Zusammenfassende Darstellung der eigenen experimentellen Untersuchungen.

**Von Dr. Erich Toenniessen,**
Privatdozent für innere Medizin, Oberarzt der medizinischen Klinik.
Aus der medizinischen Klinik zu Erlangen (Direktor: Geh. Hofrat Penzoldt).

Robert Koch hatte im Jahre 1878 durch Anwendung neuer Methoden den Beweis erbracht, dass das Reich der Mikroben aus verschiedenen Arten besteht, die in ihren Eigenschaften konstant, artfest sind. Die Lehre von der Beständigkeit der verschiedenen Bakterienarten wurde durch ihn begründet und gelangte zunächst zur uneingeschränkten Geltung. Bald aber zeigte sich durch Anwendung der gleichen Methoden, dass innerhalb der Artfestigkeit eine sehr weitgehende Variabilität besteht. Eine außerordentliche Zahl von Arbeiten beschäftigte sich mit dieser Frage; nur einige seien angeführt, um den Gang der Forschung kurz darzulegen. G. Hauser war wohl der erste, der Variabilitätserscheinungen einwandfrei nachwies (1885) und eine Bresche in das starre Dogma legte. Später beschäftigte sich Kruse ausführlicher mit den Erscheinungen der Variabilität und stellte in weitergehendem Maße Versuche über die Vererbung der erzielten Abänderungen an (1891). Neisser und Massini führten den von de Vries (1901) geschaffenen Begriff der Mutation in die Bakteriologie ein (1905) und gaben die

Anregung zu mehreren Arbeiten auf diesem etwas enger begrenzten Gebiete. Die Gesichtspunkte der allgemeinen, in ihrem jetzigen Stande noch sehr jungen Vererbungslehre wurden jedoch erst in den letzten Jahren auf die Bakterien angewendet. Dies geschah hauptsächlich durch Beijerinck, Baerthlein, Eisenberg und den Verfasser.

Die Bakterien sind in mancher Beziehung sehr geeignet zu Vererbungs- und Variabilitätsversuchen. Zunächst sind sie leicht als erblich-einheitliches Material, als „reine Linie" zu gewinnen. Die Generationen folgen sehr rasch aufeinander, so dass in kurzer Zeit eine große Zahl von Generationen überblickt werden kann. Die Lebensbedingungen sind sehr einfach: die Bakterien sind daher die am leichtesten zu züchtenden Lebewesen, an denen sich die Einwirkung äußerer bekannter Reize durch die Erscheinungen der Variabilität und Vererbung beobachten lässt. Man kann verhältnismäßig intensive Einflüsse zur Herbeiführung der Variationen anwenden, ohne dass die Vitalität geschädigt wird. Dass die Bakterien wegen ihres einfachen morphologischen Verhaltens und der anscheinenden Einfachheit ihrer sonstigen sichtbaren Eigenschaften sich schlecht zur Beobachtung von Variabilitätserscheinungen eignen, wie schon behauptet wurde, ist nicht zutreffend; im Gegenteil sind sie zu sehr auffallenden und vielseitigen Abänderungen befähigt.

Der Verfasser wurde durch eine zunächst unwillkommene Beobachtung veranlasst, sich an dieser Forschung zu beteiligen. Bei dem Versuch, den im folgenden erwähnten pathogenen Bakterienstamm rein zu gewinnen, fanden sich bei der Kultivierung auf dem Schrägagar stets wieder Teile des Bakterienrasens, welche sich in ihrem Aussehen von dem übrigen weitaus größeren und typischen unterschieden und sich aus morphologisch stark abweichenden Individuen zusammensetzten. Diese atypischen Teile wurden zunächst für eine Verunreinigung der Kultur gehalten, obwohl sie auch nach den Tierpassagen immer wieder auftraten, bis sich endlich ergab, dass sie unter bestimmten Bedingungen ganz gesetzmäßig aus dem Typus entstanden. Es handelte sich also um eine Variation und zwar, wie Variabilitäts- und Vererbungsversuche ergaben, um eine Mutation. Im Laufe der ziemlich langwierigen Versuche wurden noch zwei andere Variationsformen beobachtet. Die Ergebnisse sind in mehreren Mitteilungen beschrieben. Als ich die einzelnen Variationsformen nacheinander genau untersuchte, fand ich, dass jede neu aufgefundene Variation auch für die vorher gewonnenen Resultate neue Gesichtspunkte ergab und dass die Eigentümlichkeiten der einzelnen Variationsformen erst durch ihre Gegensätze zu den anderen Variationen klar erkannt werden können. Aus diesem Grunde scheint mir eine zusammenfassende Darstellung meiner Befunde nicht überflüssig.

## Allgemein-biologische Grundbegriffe.

Einige allgemein-biologische Grundbegriffe seien insoweit vorausgeschickt, als sie für die Beurteilung der experimentell aufgefundenen Tatsachen in Betracht kommen. Es ist dies notwendig, um meine Auffassung der Befunde zu begründen und auch um die angewendete Nomenklatur klarzustellen. Die Nomenklatur der Vererbungsforschung ist leider durchaus nicht einheitlich. Wenn ich außerdem auch auf einige Fragen kurz eingegangen bin, die zu meinen Befunden nicht in unmittelbarster Beziehung stehen, so geschah dies einerseits, weil ich eine kurze kritische Zusammenstellung dieser Fragen in Beziehung zu neuen Befunden schon durch die in der Vererbungslehre herrschende Divergenz der Meinungen für genügend begründet halte, andererseits weil sich bei dem Durchdenken meiner Befunde auch einige z. T. neue Anregungen allgemein-biologischer Art ergeben haben.

Der Artbegriff. Die „reine Linie". Die Vererbungsforschung befasst sich mit den Gesetzen der Beständigkeit und Veränderlichkeit der Arten, ihre Folgerungen haben den Artbegriff zum Gegenstand. Bei dem Versuch, sich über den Artbegriff eine klare Vorstellung zu bilden, hat man zwei Gesichtspunkte zu berücksichtigen. Die Systematik fasst auf Grund der unmittelbaren Beobachtung den Artbegriff morphologisch-physiologisch und bezeichnet — wobei ich mich besonders an Plate's Definition halte — als Art jede Vielheit von Individuen, die in ihren sichtbaren Eigenschaften innerhalb eines gewissen Spielraumes gleich sind, sich untereinander fortpflanzen und deren Nachkommen wiederum in einem gewissen Spielraum die gleichen Eigenschaften wie die Eltern besitzen. Dagegen ist der Begriff der „natürlichen Art" ein genetischer und in der Deszendenztheorie begründet. Wir nehmen an, dass die jetzigen Arten sich aus anderen Arten, sogen. Vorstufen, entwickelt haben und zwar, dass verwandte Arten aus gemeinsamen Vorstufen entstanden sind. Wir bezeichnen demnach als natürliche Art jede Generationsfolge von Individuen, die sich früher oder später von einer solchen gemeinsamen Vorstufe abgespalten und eine selbständige Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat — oder kürzer gesagt: eine genetische Einheit von Individuen. Es ist ohne weiteres einleuchtend, dass als Endprodukte der phylogenetischen Entwicklung unter dem Einfluss ähnlicher Außenbedingungen viele äußerst ähnliche natürliche Arten entstehen konnten, welche in morphologisch-physiologischer Beziehung kaum zu trennen sind und demgemäß nur eine einzige systematische Art bilden. Die systematische Art schließt also, wie besonders de Vries und Johannsen betont haben, ein Gemenge natürlicher Arten ein. Sie stellt eine Kollektivart dar, deren Abgrenzung gegen andere Arten ohne eine gewisse Willkür gar nicht möglich ist.

Bei sexuell sich fortpflanzenden Arten wird der Artbegriff noch weiter kompliziert durch die Möglichkeit der Kreuzung mit verwandten natürlichen Arten; die Generationsfolge bleibt also nicht einheitlich in sich geschlossen und es kommt dadurch zur Entstehung komplizierter Polyhybride. Der Artbegriff lässt sich hier also auch durch Verwendung deszendenztheoretischer Gesichtspunkte nicht scharf umgrenzen (Plate), so dass er bei vielen höheren Arten nur systematisch, etwa nach der Definition Plate's noch am schärfsten zu präzisieren ist.

Bei den asexuellen Arten, wie den Bakterien, lässt sich dagegen der Begriff der natürlichen Art aufrecht erhalten: denn bei diesen ist eine Kreuzung verwandter Arten unmöglich und die natürlichen Arten bleiben vom Zeitpunkt ihrer Entstehung an in sich geschlossen.

Die Erkenntnis, dass die Arten der Systematik zum mindesten ein Gemenge vieler natürlicher Arten, bei den sexuellen Arten oft sogar eine außerordentlich komplizierte Kreuzung natürlicher Arten enthalten, ist für die Methodik der experimentellen Variabilitätsforschung von fundamentaler Bedeutung. Denn es ist klar, dass wir zum Studium der Veränderlichkeit einer Art erblich einheitliches Material verwenden müssen, da sonst eine anscheinend experimentell erzielte Veränderung durch Eigenschaften einer anderen beigemischten Art (bei Bakterien durch eine sogen. „Verunreinigung" der Kultur) oder bei den Polyhybriden der höheren Arten auf ungleicher Vererbung einer Kombination von Eigenschaften (den Mendel'schen Gesetzen entsprechend) beruhen kann. Die erste Aufgabe vor Anstellung von Versuchen ist also die Gewinnung erblich einheitlichen Materials. Wie dies bei höheren Arten erreicht wird, braucht hier nicht erörtert zu werden. Bei Bakterien erhalten wir erblich einheitliches Material relativ einfach dadurch, dass wir uns eine Reinkultur herstellen. Dies gelingt durch das Burri'sche Tuscheverfahren oder mit genügender Sicherheit durch wiederholte Plattenisolierungen (Eisenberg, Baerthlein). Eine solche Kultur entspricht dem von Johannsen aufgestellten Begriff der „reinen Linie": „eine reine Linie ist der Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen, absolut selbstbefruchtenden, homozygotischen Individuum abstammen."

Bei den höheren Arten (speziell beim Menschen) ist das Arbeiten mit reinen Linien selten bezw. nie möglich, da es sich meist um komplizierte Polyhybride handelt. Die nach Einwirkung eines bekannten äußeren Reizes eintretende Variation ist also nicht nur von dem bekannten Reiz, sondern auch von unbekannten inneren Faktoren (Variation durch mendelnde Eigenschaften) abhängig. Bei reinen Linien ist dagegen die Variation eindeutig durch den äußeren

Reiz bestimmt. Demnach ist das Verhalten reiner Linien „die erste Grundlage für die Erblichkeitslehre“ (Johannsen).

Selbstverständlich sind die bei Bakterien zu beobachtenden Gesetzmäßigkeiten nicht ohne weiteres auf die höheren Tiere zu übertragen; immerhin können sie zu neuen Fragestellungen und Gesichtspunkten führen, wenn die vergleichend-physiologische Methode mit richtiger Kritik geübt wird.

Vererbung und Variabilität. Die Vererbungsforschung nimmt an, dass die Artmerkmale durch irgend eine, allen Individuen der Art gemeinsame, innere Ursache fixiert sind und bei der Fortpflanzung von den Eltern durch die gleiche Ursache auf die Nachkommen übertragen, vererbt werden. Diese Vererbung geschieht bei den sexuellen Lebewesen durch Vermittlung der Keimzellen, bei den asexuellen durch das Soma der Eltern unmittelbar — jedoch nur anscheinend, wie sich aus folgendem ergeben wird — oder ganz allgemein gesagt: durch eine „Vererbungssubstanz“. Nägeli hat für diese Substanz die Bezeichnung Idioplasma eingeführt. Weismann hat im Anschluss an den von ihm geschaffenen Unterschied zwischen Soma und Keimzellen die Vererbungssubstanz Keimplasma genannt und zunächst angenommen, dass das Keimplasma nur in den Keimzellen vorhanden sei. Auf der Kontinuität des Keimplasmas beruht nach Weismann die Beständigkeit der Arten.

Auf Grund neuerer Befunde müssen wir jedoch annehmen, dass zwischen den sexuellen Lebewesen mit differenzierten Keimzellen und den asexuellen ohne differenzierte Keimzellen, z. B. den Bakterien, hinsichtlich der Zusammensetzung aus Soma und Keimplasma ein prinzipieller Unterschied nicht vorliegt. Denn erstens besitzen die sexuellen Lebewesen neben ihrer differenzierten Keimbahn auch in ihren Körperzellen, d. h. in ihrem Soma Keimplasma (Roux, 13), so dass man ein generatives und somatisches Keimplasma unterscheiden muss (wie zuletzt auch Weismann zugegeben hat); andererseits kommt, wie neuere Untersuchungen besonders Swellengrebel's zeigen, auch bei den Bakterien (zunächst bei Sporenbildnern, nämlich Milzbrand, nachgewiesen) für die Fortpflanzung nicht das ganze Soma der Elternzelle in Betracht, sondern nur ein vom Cytoplasma und dem zentralen Chromatinfaden sich abtrennender Teil, und zwar wird ein Teil der Vererbungssubstanz zur Sporenbildung verwendet — er ist gewissermaßen morphologisch differenziertes Keimplasma — ein anderer Teil bleibt im Soma zurück und kann durch Teilung des Somas zur Vererbung führen; er ist das Analogon zum somatischen Keimplasma der Lebewesen mit differenzierter Keimbahn. Es handelt sich demnach nur um einen graduellen Unterschied, der darin besteht, „dass der materielle Zusammenhang zwischen zeugenden und erzeugten Individuen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung viel inniger ist

und viel länger dauert als bei der geschlechtlichen" (Haeckel, 3). Auf Grund des Vorstehenden könnte man auch bei den Bakterien den Begriff des Keimplasmas den Vererbungsvorgängen unbedenklich zugrunde legen. Ich möchte jedoch der Bezeichnung Idioplasma den Vorzug geben: denn das Wort Idioplasma ist eine einheitliche Bezeichnung für die Vererbungssubstanz und betont außerdem die Arteigentümlichkeit der Vererbungssubstanz.

Das Idioplasma enthält die Artmerkmale nicht als solche fertig ausgebildet, sondern in irgendeiner anderen Weise ursächlich fixiert. Wir nehmen an, dass die Artmerkmale als „Anlagen" in der Vererbungssubstanz enthalten sind, und zwar, dass den einzelnen Artmerkmalen bestimmte Anlagen entsprechen. Der Begründer dieser Theorie ist Darwin (Pangenesistheorie). Durch die Mendel'schen Forschungen hat die Darwin'sche Theorie sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen und wir können es jetzt als eine Grundanschauung für die Vererbungsforschung betrachten, dass die einzelnen Artmerkmale bestimmten Anlagen entsprechen und also die Vererbungssubstanz aus einzelnen Erbeinheiten zusammengesetzt ist. Diese besitzen unter Umständen eine beträchtliche Selbständigkeit und können bei Kreuzungen sogar selbständig abgespalten werden. Natürlich können wir uns keine bestimmte Vorstellung über die Struktur dieser Anlagen machen: aber die Annahme substantiell bedingter Erbeinheiten erscheint begründet. Lediglich eine „Fähigkeit" der Vererbungssubstanz zur Bildung der Artmerkmale anzunehmen ist etwas selbstverständliches und keine Erklärung, wie auch Plate sagt. Im Laufe der Forschung sind für diesen Begriff mehrere Namen geprägt worden: Gene (Johannsen), Erbeinheiten (Baur), Faktoren (Plate), Pangene (Darwin, de Vries), Determinanten (Weismann), Anlagen (O. Hertwig).

Unter gleichbleibenden Bedingungen zeigen die Artmerkmale große Beständigkeit. Da die Artmerkmale bei der Ontogenese aus den Anlagen in ihrer späteren Form schon gebildet werden, bevor sie durch adäquate äußere Reize hervorgerufen sein können (O. Hertwig), so folgt, dass die Umwandlung der Anlagen in die Artmerkmale aus inneren Gründen geschieht, nämlich aus dem Vermögen, sich in der für die Art charakteristischen Weise zu entwickeln. Dieses Beharrungsvermögen der Anlagen muss als die Ursache der Vererbung angesehen werden.

Durch Einwirkung äußerer Reize kann aber die Entwicklung der Anlagen beeinflusst werden, sobald die Stärke des einwirkenden Reizes das Beharrungsvermögen der Anlagen übertrifft. Hierbei sind adäquate Beziehungen vorhanden. Die Anlagen besitzen demnach die Fähigkeit, auf äußere Reize zu reagieren. Diese Reaktionsfähigkeit des Idioplasmas auf äußere Reize ist die Ursache für die Variabilität.

Dies ist noch näher zu erörtern. Zunächst der Begriff der Ursache. Um den Begriff der Ursache ist in den letzten Jahren ein besonders lebhafter Streit entbrannt. Den Ursachenbegriff ganz zu eliminieren, wie es die Anhänger des „Konditionismus" tun und einen Vorgang lediglich als einen Komplex von Bedingungen zu erklären, halte ich nicht für richtig. Bedingungen ermöglichen einen Vorgang nur, höchstens modifizieren sie ihn: „wirkende Bedingungen sind sprachlich und sachlich ein Unding" wie Martius (Das Kausalproblem in der Medizin, Beiheft V der med. Klinik 1914) sehr richtig betont. Denn sie sind mit dem Begriff der Ursache verbunden. Wollten wir den Ursachenbegriff als mystisch ganz eliminieren, so müssten wir auch den Begriff der Kraft, der potentiellen und kinetischen Energie in der Physik und Chemie, ja sogar den der Funktion im Sinne der höheren Mathematik eliminieren Niemand wird behaupten können, dass dies mystische Begriffe sind. Ich fasse den Ursachenbegriff energetisch auf wie Martius. In diesem Sinne ist die Ursache für einen Vorgang ein materielles Substrat mit der ihm innewohnenden latenten Energie; die Äußerung dieser Energie (= Ablauf des Vorgangs) erfolgt durch den auslösenden Faktor, sämtliche äußere und innere Umstände, die auf die Entstehung und den Ablauf des Vorganges irgendeinen Einfluss auszuüben imstande sind, werden als Bedingungen bezeichnet.

Weiterhin möchte ich bemerken, dass zur Erklärung der Vererbung zwar unbedingt ein Beharrungsvermögen der Anlagen zur Bildung der gleichen Artmerkmale wie bei den Eltern angenommen werden muss. Doch kann die Bildung der Artmerkmale nicht allein auf ein Beharrungsvermögen der Anlagen zurückgeführt werden, etwa derart wie beim Wachstum einer Zelle lediglich durch die Teilung wieder die gleichen Zellen entstehen. Sonst wäre ja keine Differenzierung zu verschiedenen Zellen und Organen möglich. Wir müssen also annehmen, dass bei der Vererbung die Umsetzung der Anlagen in die Artmerkmale durch irgendwelche Reizwirkungen beeinflusst wird (Theorie der Biogenesis von O. Hertwig) und dass also eine Reaktionsfähigkeit des Idioplasmas auf Reize nicht nur bei der Variation, sondern auch bei der Vererbung beteiligt ist. Die Reize, welche bei der Vererbung neben dem Beharrungsvermögen der Anlagen zur Bildung der Artmerkmale führen, sind hauptsächlich innerer Art, wie durch die Wirkung bestimmter Drüsen mit innerer Sekretion bewiesen ist. Diese Reize sind die gleichen wie bei den Eltern, infolgedessen ist auch das Anlageprodukt das gleiche. Außerdem lässt sich auch die Wirkung äußerer Reize nicht ausschließen: sie entsprechen bei der unveränderten Vererbung der Artmerkmale dem für die Art charakteristischen Milieu. Bei der Variation kommen dagegen neue äußere Reize dazu: infolgedessen wird das Anlageprodukt abgeändert, während es lediglich auf Grund des Beharrungsvermögens der Anlagen und der Einwirkung der bisherigen Reize das gleiche geblieben wäre. Doch spielt auch bei der Variation das Beharrungsvermögen der Anlagen eine wesentliche Rolle; denn nicht alle Artmerkmale werden durch irgend einen neuen äußeren Reiz abgeändert, die meisten werden unverändert vererbt. Auch wirkt der Reiz nur insoweit variierend, als er das Beharrungsvermögen der Anlagen überwindet. Es zeigen sich also bei dem Vorgang der Vererbung die gleichen Energieformen des Idioplasmas beteiligt wie bei der Variation, nämlich einerseits ein Beharrungsvermögen, andererseits die Fähigkeit, auf Reize äußerer und innerer Art zu reagieren. In dieser Beziehung sind Vererbung und Variation nahe verwandte Vorgänge, die Variation nur eine durch äußere Reize modifizierte Vererbung.

Hienach ist die Vererbung vom Kausalitätsstandpunkt folgendermaßen zu analysieren. Ursache der Vererbung ist die Vererbungssubstanz hauptsächlich auf Grund ihres Beharrungsvermögens, sich in den Nachkommen ebenso zu entwickeln wie in den Eltern, außerdem auf Grund ihrer Reaktionsfähigkeit gegenüber äußeren und inneren Reizen, der auslösende Faktor sind die gleichen inneren und äußeren Reize, die bisher auf die Entwicklung und das Leben der Art eingewirkt haben, Bedingungen sind das Wachstum und sämtliche Umstände, welche das Wachstum ermöglichen. — Ursache für die Variation ist ebenfalls das Idioplasma, jedoch haupt-

sächlich auf Grund seiner Reaktionsfähigkeit auf äußere Reize, weniger auf Grund seines Beharrungsvermögens, auslösender Faktor ist ein neuer äußerer Reiz, Bedingungen sind wiederum alle Umstände, welche das Wachstum und das Leben der Generationsfolge ermöglichen. Man ist also gezwungen, für den Vorgang der Vererbung mehrere Ursachen anzunehmen; dies erklärt sich daraus, dass der Vorgang der Vererbung in Wirklichkeit kein einziger, einheitlicher Vorgang ist, sondern sich aus mehreren Vorgängen zusammensetzt. Ebenso ist es bei der Variation

Grundformen der Variabilität. Die experimentell herbeigeführten Variationen zeigen in der Art und Weise, wie sie äußerlich in Erscheinung treten, regelmäßig wiederkehrende Gesetzmäßigkeiten, auf Grund deren man verschiedene Formen der Variation scharf voneinander trennen kann. Die von mir beobachteten Variationen unterschieden sich durch den sichtbaren Variationseffekt, durch ihre Entstehungsweise und hauptsächlich durch den Grad ihrer Erblichkeit. Es zeigte sich, dass die Erblichkeit zwar nicht zur absoluten Trennung der Variationen in erbliche und nicht erbliche brauchbar war, da sich die Varianten nicht prinzipiell, sondern nur dem Grade nach hinsichtlich der Erblichkeit unterschieden. Diese Unterschiede waren aber sehr scharf und ermöglichten es, die der sichtbaren Variation zugrunde liegende Veränderung des Idioplasmas zu analysieren. Auf Grund meiner Befunde kam ich in teilweiser Übereinstimmung mit den bisherigen Resultaten der Variabilitätsforschung zu folgender Einteilung der Variationsformen:

1. Die Modifikation. Eine Erbeinheit wird derartig beeinflusst, dass sie ihr Produkt, das fertige Artmerkmal in veränderter Weise (irgendwie modifiziert dem Grade oder der Art nach) bildet, ohne sich dabei selbst zu ändern.

2. Die Mutation. Eine Erbeinheit wechselt ihren Zustand von Aktivität. Sie wird völlig inaktiv: retrogressive Mutation, wodurch das Artmerkmal in den betreffenden Generationen verschwindet, oder sie wird aus latentem Zustand wieder aktiv: progressive Mutation.

3. Die Fluktuation. Sie führt als retrogressive Fluktuation zu einem Verlust, als progressive zu einem Gewinn von Erbeinheiten.

4. Die Kombination. Bei sexueller Fortpflanzung zweier artverschiedener Eltern entsteht eine erbliche Verschiedenheit der Nachkommen gegenüber den Eltern. Diese durch Vermischung ungleicher Erbsubstanz entstehende Variation richtet sich nach den Mendel'schen Gesetzen. Zur Entstehung neuer Erbeinheiten führt sie unmittelbar nicht. Für Bakterien kommt sie, da sich diese asexuell fortpflanzen, nicht in Betracht.

Vorstehende Einteilung stimmt mit der von Beijerinck gegebenen überein, jedoch nur äußerlich. Denn hinsichtlich der Modifikation und der Fluktuation kam ich zu einer wesentlich anderen Auffassung. Auch gegenüber manchen anderen heutzutage ver-

breiteten Anschauungen ergaben sich Differenzen; die Begründung meiner Auffassung wird an der Hand der Tatsachen erfolgen.

An dieser Stelle möchte ich die Begriffe Phaenotypus und Genotypus kurz erwähnen, welche Johannsen in die Vererbungsforschung eingeführt hat. Diese Begriffe gehen von der Tatsache aus, dass sich eine Art in ihren sichtbaren Eigenschaften ändern kann, ohne dass sich die den sichtbaren Eigenschaften zugrunde liegenden Erbeinheiten zu ändern brauchen. Als Phaenotypus wird das Gesamtbild der äußerlich sichtbaren Eigenschaften einer Art bezeichnet, der Genotypus entspricht der wirklichen Zusammensetzung einer Art aus den einzelnen Erbeinheiten (Biotypus ist die Gesamtheit der Individuen des gleichen Genotypus). Phaenotypische Änderungen brauchen demnach keiner genotypischen Änderung zu entsprechen: die etwaige gleichzeitige Abänderung des Genotypus ist erst durch Vererbungsversuche festzustellen.

Die biologische Bedeutung der experimentell erzielten Variationen. Die Vererbung erworbener Eigenschaften. Die wichtigste Frage bei der Beurteilung einer Variation ist unstreitig die: führt die Variation zur Überschreitung der Artgrenzen, kommt sie für die Entstehung neuer Arten in Betracht? Das Wesentliche der Artumbildung besteht bekanntlich darin, dass eine Art eine neue Eigenschaft erwirbt, welche erblich ist, d. h. im Idioplasma als Anlage fixiert wird. Auch durch den Verlust einer Erbeinheit kann eine Artumbildung eintreten. Infolgedessen können die Modifikation und die Mutation als artbildende Variationsformen nicht gelten, da hierbei die vorhandenen Erbeinheiten den veränderten Außenbedingungen entsprechend sich nur anders äußern bezw. ihren Zustand der Aktivität wechseln. Die Fluktuation dagegen bringt, wie man aus ihrer außerordentlich hohen Erblichkeit schließen kann, mit großer Wahrscheinlichkeit einen Verlust bezw. Gewinn von Erbeinheiten mit sich. Die experimentelle Auffindung dieser neuen Variationsform veranlasst mich, meine Befunde mit dem Problem der Artumbildung in Beziehung zu bringen und kritisch zu der Möglichkeit der experimentellen Erzielung vererbbarer Eigenschaften — oder wie meist formuliert: der Vererbung erworbener Eigenschaften — Stellung zu nehmen.

Wollen wir entscheiden, ob durch einen bekannten äußeren Reiz die Entstehung einer neuen Erbeinheit herbeigeführt werden kann, so müssen wir uns zunächst über die Rolle der äußeren Reize bei dem Gewinn neuer Erbeinheiten klar sein, so weit dies auf Grund der bisher bekannten Tatsachen möglich ist. Die Beobachtung zeigt uns, dass viele der jetzt vorhandenen Artmerkmale erkennbare Beziehungen zu „adäquaten" Reizen aufweisen. Der Bau der Sehorgane z. B. wäre ohne den Einfluss von Lichtstrahlen unverständlich. Jedoch ist es nicht möglich, durch Anwendung be-

stimmter äußerer Reize beliebig die Entstehung neuer vererbbarer Eigenschaften zu bewirken. Die wesentliche Ursache für die Entstehung neuer Erbeinheiten ist infolgedessen nicht in äußeren Reizen, sondern in endogenen, der lebenden Substanz innewohnenden Eigenschaften zu suchen. Diese bestehen zunächst in der Fähigkeit der lebenden Substanz und hauptsächlich des Idioplasmas, auf äußere Reize zu reagieren — wie schon als Ursache der Variation im allgemeinen erwähnt wurde. Für die erbliche Erwerbung einer neuen Eigenschaft muss weiterhin die Fähigkeit des Idioplasmas vorausgesetzt werden, ein neu aufgetretenes, in Beziehung zu äußeren Reizen entstandenes Artmerkmal als Anlage in sich zu fixieren. Dies geschieht für unsere Wahrnehmung unter dem Gewinn neuer Funktionen und im Sinne des Fortschrittes.

Diese Annahme, welche dem Nägeli'schen Prinzip der Progression entspricht, scheint mir die natürlichste Erklärung für die Ursache der Fortentwicklung der Arten zu sein: das Nägeli'sche Prinzip enthält keinen mystischen, teleologischen Begriff (wie auch O. und R. Hertwig betonen), sondern sucht die Entwicklung der Arten energetisch zu erklären. Wenn wir mit Haeckel (generelle Morphologie der Organismen, 2) annehmen, dass lebende Substanz in einem gewissen Stadium der Erdentwicklung aus anorganischen Vorstufen einmal entstanden sein muss — was auf Grund des heutigen Standes der Naturwissenschaften ein „logisches Postulat" (R. Hertwig) ist — so ist das Nägeli'sche Prinzip der Progression nur die Fortsetzung zu dieser Theorie Haeckel's. Von diesem Standpunkt aus ist die für uns im Sinne eines Fortschrittes erfolgende Differenzierung der Lebewesen zu immer komplizierteren Arten zurückzuführen auf die Äußerung einer Energieform, welche schon für die Entstehung der lebenden Substanz aus anorganischen Vorstufen maßgebend war und deren weitere Einwirkung die Fortentwicklung der lebenden Substanz verursachte. Es handelt sich also um einen Vorgang, der, auf Grund dieser Energie einmal in Gang gekommen, weiter fortschreitet so lange eben die Differenzierungsfähigkeit der lebenden Substanz auf Grund ihrer physikalisch-chemischen Konstitution ausreicht. Natürlich können wir diese, die Entwicklung der lebenden Substanz verursachende Energieform ebensowenig wie alle Formen latenter oder kinetischer Energie, der sogen. „Kräfte" ihrem Wesen nach erkennen; wir müssen sie aber ihren experimentell zu beobachtenden Äußerungen und Gesetzmäßigkeiten nach als vorhanden, „gegeben" hinnehmen.

Neben dieser inneren Entwicklungsfähigkeit spielen aber bei dem Gewinn neuer Eigenschaften äußere Reize eine wichtige Rolle. Denn die morphologische und funktionelle Entwicklung der Organe ist durch die Eigenschaften der adäquaten Reize, beim Auge z. B. durch optische Gesetze, bestimmt. Man muss also annehmen, dass äußere Reize bei der Erwerbung neuer Eigenschaften stets beteiligt sind, auch wenn sie diese Eigenschaften nicht „unmittelbar bewirken", sondern nur auslösende oder modifizierende Faktoren sind.

Auch die Selektion kann unmittelbar keine neuen Erbeinheiten hervorrufen; sie schafft nur ein Übergewicht der im Kampfe ums Dasein tüchtigeren Formen und Individuen. Hierdurch kann allerdings die weitere Entwicklung der Art im Sinne eines Fortschrittes begünstigt oder wenigstens ermöglicht werden, weil die Selektion dysgenetische Faktoren, die bei der Vererbung eine Neigung zur

Kumulierung zeigen, ausschaltet. Ebenso schafft die Bastardierung unmittelbar keine neuen Erbeinheiten, sondern nur eine neue Kombination schon vorhandener Erbeinheiten. Trotzdem möchte ich den indirekten Einfluss der Selektion und der Bastardierung bei der Entstehung neuer Erbeinheiten nicht unterschätzen. Denn der Gewinn neuer Eigenschaften ist auf Grund einer inneren Fähigkeit bedingt durch den jeweils erreichten inneren Zustand einer Art in steter Beziehung zu äußeren Reizen. Dieser innere Zustand ist sicher durch Selektion und Bastardierung beeinflussbar, wie in vorstehendem kurz angedeutet.

Die Vererbung erworbener Eigenschaften müssen wir aus all dem als eine Grundbedingung für die Entwicklung der Arten voraussetzen. Dies gilt aber nur für die Eigenschaften, die zwar in Beziehung zu äußeren Faktoren, aber auf Grund endogener Fähigkeiten entstanden sind, nicht aber für solche Eigenschaften und Veränderungen, die beliebig durch äußere Reize (wie durch Gebrauch oder Nichtgebrauch) allein bewirkt werden können. Diese spielen sich innerhalb der Reaktionsbreite der Art ab und führen nicht zur Veränderung der Vererbungssubstanz.

Daraus geht hervor, dass wir durch äußere Reize nur dann eine neue erbliche Eigenschaft hervorrufen können, wenn wir durch den äußeren Reiz eine adäquate, aber noch nicht zur Bildung einer Erbeinheit fortgeschrittene Differenzierungsfähigkeit des Idioplasmas treffen. Es erscheint infolgedessen außerordentlich erschwert, experimentell eine neue erbliche Eigenschaft zu erzielen. Die äußeren Reize, wie sie jetzt auf die Lebewesen einwirken, sind sich seit langen Zeiträumen, die weit den Bereich der experimentellen Forschung überragen, gleich geblieben. Soweit also eine Differenzierungsfähigkeit unter Anpassung an die jetzigen Reize möglich war, ist sie entweder schon zu dem ihr möglichen Ende gekommen oder schreitet für unser Wahrnehmungsvermögen unmerklich langsam weiter. Absolut neue, dem bisherigen Milieu einer Art vollkommen fremde Reize stellen meist einen groben Eingriff in die Lebensbedingungen dar und führen dann lediglich zu einer Schädigung. Ich persönlich erachte den experimentellen Beweis für die Vererbung einer neuen, erworbenen Eigenschaft durch die bisher beschriebenen Versuche für nicht erbracht, auch wenn die Möglichkeit dieses Beweises nicht zu leugnen ist. Insbesondere die als „Mutationen“ beschriebenen Versuche beweisen m. E. nicht die Vererbung erworbener Eigenschaften, da sie zu wenig erblich sind. Dagegen ist bei meinen Befunden über die Fluktuation (bei der Zurückverwandlung der retrogressiven Fluktuante) ein außerordentlicher Grad von Erblichkeit vorhanden; auch wären die Bedingungen für die Erwerbung einer vererbbaren Eigenschaft gegeben, wie ich nach Besprechung der Befunde darstellen werde. Allerdings handelt

es sich auch bei meinen Versuchen nicht um die Erzielung einer gegenüber dem Ausgangstypus neuen, erblichen Eigenschaft, sondern nur um die Wiedergewinnung einer experimentell zu Verlust gebrachten, also schon einmal vorhandenen Eigenschaft.

Mechanismus der Variationsvorgänge. Im Zusammenhang mit meinen Ausführungen darüber, dass zwischen den asexuellen, einzelligen Lebewesen und den sexuellen ein prinzipieller Unterschied in der Zusammensetzung aus Soma und Keimplasma nicht besteht, möchte ich noch kurz auf die Beziehungen zwischen Soma und Keimplasma bei der Variation hinweisen.

Variationsvorgänge spielen nicht nur während der Entwicklung des Individuums, sondern auch noch im erwachsenen Zustand eine Rolle. Dass die infolge der Abnützung der Organe, sowie der Verletzung von Organen beständig notwendige Wiederbildung unter dem Einfluss des Idioplasmas steht, zeigen die Regenerationserscheinungen. Dass adäquate Reize auch während des erwachsenen Zustands eines Individuums eine sichtbar werdende Veränderung bestimmter Anlageprodukte veranlassen können, zeigt die Hypertrophie mancher Organe durch gesteigerte Funktion. Wie wir uns aber diesen Vorgang und insbesondere sein Extrem, nämlich die Entstehung einer neuen Eigenschaft und ihre Vererbung, d. h. ihre Fixierung im Idioplasma als neue Anlage, im einzelnen vorstellen, ist m. E. reine Hypothese.

Eine „somatische Induktion" kann wohl immer angenommen werden insofern, als ein Reiz zunächst das Soma allein treffen kann; die Veränderung, welche er jedoch bei dem betreffenden Anlageprodukt bewirkt, erfolgt in der für die Art charakteristischen Weise, also jedenfalls schon auf Grund der Reaktionsfähigkeit des somatischen Idioplasmas. Bleibt diese Veränderung des sichtbaren Artmerkmals innerhalb der Grenzen der normalen, für die Art charakteristischen Reaktionsbreite, so bringt sie keine Veränderung des Idioplasmas hervor und erstreckt sich nicht über die Grenze des Individuums hinaus, d. h. sie ist nicht erblich.

Ist die Veränderung des sichtbaren Anlageproduktes jedoch derart, dass sie die für die Art charakteristischen Grenzen überschreitet, so muss man annehmen, dass der Reiz durch Vermittlung des Somas zu einer Veränderung des somatischen Idioplasmas geführt hat, natürlich eine entsprechende Reaktionsfähigkeit des Idioplasmas als Grundbedingung vorausgesetzt. Hierdurch wird ein Unterschied zwischen somatischem und generativem Idioplasma geschaffen, der sich irgendwie ausgleicht, indem das generative Idioplasma gleichsinnig verändert wird und die Veränderung als neue Eigenschaft vererbbar in sich fixiert.

Diese Erklärung, welche den Reiz durch Vermittlung des Somas zunächst auf das somatische und hierdurch auf das generative Idio-

plasma wirken lässt, ist m. E. die wahrscheinlichste. Sie entspricht ungefähr der Theorie von der somatischen Induktion. Die Möglichkeit einer Parallelinduktion in dem Sinne, dass durch den äußeren Reiz Soma und generatives Keimplasma ohne Vermittlung des somatischen Keimplasmas gleichzeitig und gleichsinnig verändert werden, halte ich für sehr unwahrscheinlich. Auf jeden Fall müssen wir annehmen, dass der Vorgang der Artumbildung d. h. der Erwerbung einer neuen, vererbbaren Eigenschaft für unsere Beobachtung eingeleitet wird durch eine zunächst am Soma wahrnehmbare, neue Eigenschaft und zu Ende geführt wird durch Fixierung dieser neuen Eigenschaft in der Vererbungssubstanz. Dadurch sind die äußeren Reize, welche die Entstehung der neuen Eigenschaft ausgelöst haben, bei den folgenden Generationen zu inneren Reizen geworden.

## Experimentelle Befunde.

Ausgangsmaterial. Die den Versuchen zugrunde liegende „reine Linie" war ein Stamm des Pneumoniebazillus Friedländer. Es ist dies ein zu den größeren Mikrobenarten gehörendes Bakterium von sehr charakteristischen Eigenschaften.

Veränderungen dieses Bakteriums wurden schon früher von Kruse (30) und Wilde (24) beschrieben. Diese Autoren stellten fest, dass man bei Aussaat von alten Kulturen auf Gelatineplatten neben den typischen Kolonien auch atypische, dem Bact. coli ähnliche erhält (Wilde), sowie, dass alte Laboratoriumskulturen ihr Schleimbildungsvermögen verlieren, wobei die ursprünglich kurzen dicken Stäbchen schlank werden und sich von Kolibazillen nicht mehr unterscheiden lassen (Kruse). Die Form der Variabilität konnte aber damals von den Verfassern noch nicht analysiert werden. In neuerer Zeit hat Baerthlein (21) in seinen Mitteilungen über Mutationserscheinungen kurz angegeben, dass er auch bei Kapselbazillen Mutationserscheinungen beobachtet hat. Nach den Mitteilungen Baerthlein's hat auch Gildemeister ähnliche Beobachtungen gemacht.

Der typische Bazillus besteht, wenn er lebend in Tusche untersucht wird, aus einem als breites Stäbchen geformten Zellprotoplasma und einer breiten Zellmembran. Auf die Zellmembran folgt noch eine sehr breite, von ihr durch verschiedenes Lichtbrechungsvermögen deutlich abgesetzte Schleimhülle (auch Kapsel genannt), die beim Typus bis dreimal so breit als das eigentliche Stäbchen mit seiner Membran ist (Fig. 1). Bei Hitzefixierung und Färbung mit Methylenblau färbt sich die schleimige Substanz rotviolett, also metachromatisch (Heim, 29) und überdeckt die Konturen des eigentlichen Stäbchens (Fig. 2). Das Stäbchen und seine Membran sind lebenswichtige Teile der Zelle, während die sogen. Schleimhülle ein Sekretionsprodukt vermutlich kolehydratartiger Natur ist. Als Bezeichnung für das Zellprotoplasma wird in der Bakteriologie auch das Wort „Endoplasma", für die Zellmembran das Wort „Ektoplasma" gebraucht, letzteres also in anderem Sinne als in der Protozoenkunde üblich.

Auf den künstlichen Nährböden wachsen die Bazillen sehr üppig und schnell. Die Bouillon wird dabei gleichmäßig getrübt, an der Oberfläche bildet sich ein schleimiges Häutchen. Werden die Bazillen mit der Platinöse auf dem Schrägagar ausgestrichen, so bilden sie einen zusammenhängenden Bakterienrasen, der zum größten Teil aus Bakterienschleim besteht. Dieser Rasen ist schon nach 24 Stunden sehr üppig, erhaben, homogen, grau durchscheinend und von schleimiger Konsistenz. Lässt man die Bazillen dadurch, dass man sie in verflüssigtem Agar verteilt und hiervon Platten gießt, zu einzelnen Kolonien auswachsen, so erhält man Kolonien, die, wenn oberflächlich gelegen, nach 3 Tagen bis zu 10 mm groß sind, von homogen glasig-grauem Aussehen (Fig. 3) und schleimiger Konsistenz.

Die Pathogenität des Bakteriums ist eine sehr hohe. Es wurde aus einem Falle von Pneumonie beim Menschen gewonnen und hatte unter ausgedehnten Zerstörungen zum Tode geführt. Beim Tierversuch war die Virulenz ebenfalls sehr hoch. Die weiße Maus stirbt nach subkutaner oder intraperitonealer Infektion mit 0,0000001 bis 0,0000000001 ccm 24stündiger Bouillonkultur in 20—40 Stunden an Septikämie.

Die den Versuchen zugrunde gelegte Eigenschaft. Die Erscheinungen der Variabilität wurden an einer Eigenschaft biochemischer Natur beobachtet. Es war dies das Schleimbildungsvermögen. Diese Eigenschaft war zugleich für das morphologische und tierpathogene Verhalten des Bakteriums maßgebend. Denn von ihr war die Größe der morphologisch sichtbaren Schleimhülle (der Kapsel) des einzelnen Individuums, die Menge der in den Kulturen makroskopisch sichtbaren schleimigen Substanz und der Grad der Virulenz abhängig und zwar derart, dass die hohe Tierpathogenität an die Bildung der Schleimhülle gebunden war. Die Veränderungen des Schleimbildungsvermögens konnten also auf verschiedene Weise festgestellt werden. Da die Erscheinungen der Variabilität außerdem schon makroskopisch d. h. durch das Aussehen der Kulturen auffielen, war die gewählte Eigenschaft sehr geeignet zu Vererbungs- und Variabilitätsversuchen. Den Teil des Idioplasmas, der für die Schleimbildung maßgebend ist, kann man nach Beijerinck als „Viskoplasma“ bezeichnen.

Natürliche Existenzbedingungen. Das Milieu, in dem sich das Bakterium in seinen typischen Eigenschaften konstant erhält, ist der Aufenthalt im Körper bestimmter Tierarten.

Variierender (retrogressiv wirkender) Reiz. Der abändernde Reiz wurde lediglich durch die Bedingungen der künstlichen Kultivierung gewonnen und bestand in der Anhäufung der Stoffwechselprodukte. Dies ging daraus hervor, daß die Variationen am zahlreichsten und raschesten eintreten, wenn man an die Bak-

terien im zusammenhängenden Rasen züchtete, weniger wenn man sie als isolierte Individuen in Bouillon wachsen ließ, am wenigsten, wenn sie, wie beim Plattenguß, bei jeder erneuten Übertragung in isolierten Keimen wachsen. Der abändernde Reiz ließ sich außerdem hinsichtlich der Dauer seiner Einwirkung in weiten Grenzen beliebig abstufen. Die Stoffwechselprodukte wirkten retrogressiv auf das Viskoplasma ein, indem sie das Schleimbildungsvermögen verringerten oder ganz zum Verschwinden brachten. Je nach Dauer und Intensität ihrer Einwirkung führten sie die verschiedenen retrogressiven Variationsformen herbei.

Zwischen abänderndem Reiz und seinem Effekt lassen sich adäquate Beziehungen feststellen. Die Beobachtung ergab, dass die Bazillen nur dann retrogressive Varianten bildeten, wenn sie die Fähigkeit der Schleimbildung entweder in vollem oder nur wenig herabgesetztem Maße besaßen; war dieses Vermögen stärker herabgesetzt (wenn auch nur durch vorübergehende Verminderung, wie sie z. B. der Typus durch die Modifikation erfährt) oder aufgehoben, so trat keine weitere retrogressive Variation ein. Es bestand also eine spezifische Beziehung zwischen Reiz und Effekt insofern, als die Anhäufung eines bestimmten Stoffwechselproduktes, wenn sie zu einer gewissen Menge und Konzentration eingetreten ist, bei gleichzeitig entstehenden Generationen die weitere Bildung dieses Produktes verhindert. Es entspricht dies einer in der organischen und anorganischen Natur allgemein verbreiteten Erscheinung, welche in dem Gesetz der passiven Widerstände (Le Chatelier, van 't Hoff) zusammengefasst wird. Sobald z. B. durch ein Ferment ein Stoff zerlegt wird und die Endprodukte eine gewisse Konzentration erreicht haben, hört die weitere Zerlegung des Stoffes auf, auch wenn noch genug Ausgangsmaterial vorhanden ist. Neuerdings ist von Mazzetti eine hierher gehörende Erscheinung beim Stoffwechsel der Cholerabazillen nachgewiesen worden. Die Cholerabazillen können aus Nitraten Nitrite bilden, aber nur bis zu einer bestimmten Konzentration. Ist diese Nitritkonzentration im Nährboden schon vor Zusatz der Cholerabazillen künstlich hergestellt, so findet keine weitere Nitritbildung mehr statt. Trotzdem geht das Wachstum ungestört weiter vor sich, wie sich durch die Indolbildung nachweisen lässt. Daraus folgt zunächst, dass es voneinander unabhängige Funktionen des Stoffwechsels gibt und, was für unsere Beobachtung besonders in Betracht kommt: dass durch Anhäufung eines bestimmten Stoffwechselproduktes gerade die weitere Bildung dieses Produktes gehemmt wird. Der Mechanismus der Variation in unserem Falle ist also so zu verstehen, dass die von dem normalen Bazillus und gewissen Varianten gebildeten Stoffwechselprodukte durch ihre Anhäufung und wohl auch ihre Abbaustufen eine weitere Bildung der gleichen Produkte verhindern. Diese Hemmung greift also bei den gleichen Stellen des Stoffwechselapparates an, durch welche vordem die in Rede stehenden Stoffwechselprodukte selbst gebildet wurden: es werden ganz bestimmte Anlagen in ihrer Funktion beeinflußt und das wesentliche dabei ist, dass diese Beeinflussung je nach dem Grade des einwirkenden Reizes nicht nur eine vorübergehende, sondern eine erbliche Veränderung der betreffenden Anlagen herbeiführt. Die retrogressive Variation ist also in unserem Falle eine nach dem Gesetze der passiven Widerstände erfolgende, dem Reiz adäquate Hemmungserscheinung.

Progressiv wirkender Reiz. In entgegengesetzter Richtung wie die Anhäufung der Stoffwechselprodukte wirkten bestimmte Bedingungen der künstlichen Kultivierung und besonders der Aufenthalt im Tierkörper auf den Bazillus ein. So konnte lediglich durch die Kultivierung unter möglichster Ausschaltung der Stoffwechsel-

produkte (Wachstum in einzelnen Keimen beim Plattenguss) eine progressive Wirkung auf die Bildung der Schleimhüllen erzielt werden, wenn diese Fähigkeit bloß gehemmt war, wie bei der Modifikation. Bei den Variationen von höherer Erblichkeit dagegen waren Tierpassagen nötig, um den normalen Typus wiederherzustellen oder eine Wiederannäherung an den Typus zu bewirken.

Das Wiederauftreten des sichtbaren Artmerkmals unter den angegebenen Bedingungen ist wohl folgendermaßen zu verstehen. Dass sich die bei der Modifikation nur gehemmten Anlagen schon bei Wegfall der Hemmungen wieder entfalten, ist lediglich auf das Beharrungsvermögen der Erbeinheiten zurückzuführen und erfordert nicht die Annahme einer besonderen Reizwirkung. Dass jedoch bei den Varianten von höherer Erblichkeit der Aufenthalt im Tierkörper das Schleimbildungsvermögen anregt und wieder zum Erscheinen bringt, muss auf einen besonderen Reiz zurückgeführt werden. Der Tierkörper enthält bakterizide Kräfte gegen den Bazillus. Dies geht daraus hervor, dass die nicht mit Schleimhüllen versehenen retrogressiven Varianten im Tierkörper zugrunde gehen, wenn sie nicht in ganz enormen Mengen zur Infektion verwendet werden. Doch auch dann führt der Aufenthalt im Tierkörper wohl zunächst zu einer geringgradigen Schädigung, auf jeden Fall zu einer „Reizung" der Bakterienzelle. Diese Reizung veranlasst eine Absonderung von schleimiger Substanz — ebenso wie manche Reize bei gewissen tierischen Zellen die Absonderung schleimiger Substanzen zur Folge haben — und wirkt so in progressivem Sinne auf die Fähigkeit der Schleimbildung. Die Wirkung des Reizes ist natürlich nicht allein von ihm abhängig, sondern hat ihre Grundbedingung in der inneren Fähigkeit des Idioplasmas, auf den Reiz in der angegebenen Weise zu reagieren.

Der Aufenthalt im Tierkörper stellt also den für die Bildung der Schleimhüllen progressiv wirkenden, adäquaten Reiz dar.

## Vererbung und Konstanthalten des normalen Phänotypus.

Der normale Phänotypus lässt sich sehr leicht konstant erhalten. Am einfachsten dadurch, dass man den Bazillus auf dem Schrägagar züchtet, einigemale in nicht zu langen Zwischenräumen (alle 2—3 Tage) überträgt und dann wieder eine Tierpassage einschiebt. Ohne das Einschieben von Tierpassagen lässt sich bei fortgesetzter Kultivierung auf dem Schrägagar der normale Phänotypus nicht konstant erhalten, da sich infolge des Wachstums im zusammenhängenden Bakterienrasen — bei jeder Übertragung liegen hier die Bazillen von Anfang an eng nebeneinander — schon in frühen Kulturgenerationen die Wirkung der Stoffwechselprodukte geltend macht und die retrogressiven Veränderungen bewirkt. Deshalb müssen nach einer bestimmten Zahl von Schrägagargenerationen immer wieder Tierpassagen eingeschoben werden, die in progressivem Sinne auf das Schleimbildungsvermögen wirken und die entsprechenden Anlagen wieder zur normalen Entfaltung bringen, so dass sie für mehrere Kulturgenerationen wieder normal bleiben.

Doch läßt sich der normale Phänotypus auch bei fortgesetzter Kultivierung außerhalb des Tierkörpers normal erhalten, wenn die Bazillen nicht im zusammenhängenden Rasen wachsen. Dies ist der

Fall bei der Kultivierung in der Bouillon, wenn in nicht zu langen Zwischenräumen (alle 2 – 3 Tage) neu übertragen wird. Bleiben die Bouillonkulturen wesentlich längere Zeit stehen, so macht sich auch in ihnen die Wirkung der Stoffwechselprodukte geltend.

Sehr bezeichnenderweise lässt sich auch auf dem Agar der Typus normal erhalten, wenn das Plattengussverfahren angewendet wird. Hierbei wird eine Anzahl normaler Individuen zunächst in einem flüssigen Medium (Bouillon) verteilt, ein kleiner Teil dieser Aufschwemmung mit verflüssigtem Agar vermischt und nach gründlicher Mischung in Platten ausgegossen. Der Agar erstarrt und die Keime wachsen jetzt zu einzelnen Kolonien aus. Das Wachstum findet dabei zunächst in einem von Stoffwechselprodukten völlig freien Milieu statt, da die Keime einzeln liegen. Erst wenn die Kolonien größer werden, ist auch bei diesem Verfahren eine Anhäufung von Stoffwechselprodukten anzunehmen, da ja ein zusammenhängender Bakterienrasen gebildet wird. Wird aber von diesem abermals auf die gleiche Weise übertragen, so erhält man wiederum nur phänotypisch normale Kolonien. Dies kann sogar in langen Zwischenräumen beliebig oft fortgesetzt werden, eine Serie blieb bei vierwöchentlicher Übertragung $1^1/_2$ Jahre ganz typisch; hierauf wurde der Versuch abgebrochen.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass sich die Eigenschaft der Schleimbildung in normalem Umfang weitervererbt ohne dass der adäquate Reiz hierfür erforderlich ist, wenn nur die Einwirkung retrogressiv wirkender Reize in genügender Weise ausgeschaltet wird. Diese Ausschaltung muss nicht einmal vollkommen sein, denn beim Plattengussverfahren wachsen die Generationen nur zeitenweise in einem von Stoffwechselprodukten freien Milieu. Dieser wenn auch immer nur vorübergehende Wegfall der hemmenden Faktoren genügt aber dazu, um eine konstante Vererbung zu ermöglichen. Erst wenn die abändernden Faktoren kontinuierlich auf die Generationen einwirken, überwinden sie das Beharrungsvermögen der Erbeinheiten und führen zur Variation. Es zeigte sich also sehr deutlich, daß die unveränderte Vererbung des geprüften Artmerkmals durch das innere Beharrungsvermögen der Erbeinheiten erfolgt. Die gleiche Tatsache wird sich auch bei den erblichen Varianten zeigen.

## Variabilität.

Die Anhäufung der Stoffwechselprodukte als variierender Reiz bewirkte je nach Dauer und Intensität der Einwirkung die verschiedenen Variationsformen. Dieser Reiz lässt sich durch Auswahl der Kulturbedingungen d. h. des Nährbodens und der Zwischenzeit der Übertragungen beliebig dosieren. Die gelindeste Einwirkung, die den Typus aber noch unverändert lässt und zur Überwinduug des Beharrungsvermögens der Anlagen nicht genügt, bringt die

Kultivierung in Bouillon und im Plattenguss mit sich, falls nicht zu große Zwischenräume (über 4 Wochen) für die Übertragung gewählt werden. Dies ist schon bei Schilderung der für die unveränderte Vererbung maßgebenden Bedingungen erwähnt. Die geringste variierende Steigerung des Reizes wird erzielt durch Kultivierung auf dem Schrägagar, also Wachstum im zusammenhängenden Bakterienrasen, und fortgesetzte Übertragung in kurzen Zwischenräumen (1—2 Tage): eine stärkere durch fortgesetzte Übertragung in längeren Zwischenräumen (7 Tage). Bei diesem Verfahren ist die Einwirkung der Reizes bezw. sein Effekt in der Mitte des Bakterienrasens und am Rand d. h. bei den zuletzt entstehenden Individuen verschieden. Die stärkste Abänderung wird erzielt, wenn man die einzelnen Kulturen noch länger (2—4 Wochen) der Einwirkung der Stoffwechselprodukte überlässt. Eine weitere Verlängerung der Einwirkungsdauer des Variationsreizes hat jedoch keine Steigerung des Variationseffektes mehr zur Folge.

Hieraus ergibt sich die für das Verständnis und die Beurteilung der Variationen sehr wichtige Tatsache, dass von einem gewissen Alter der Kultur ab keine weiteren Varianten mehr entstehen; werden in einer Kultur nach einem bestimmten Zwischenraum (4—8 Wochen) noch keine Varianten gewonnen, so treten auch späterhin keine mehr auf. Sind in den ersten 4 Wochen schon Varianten nachweisbar, so nimmt ihre Zahl bei späteren Untersuchungen nicht mehr zu. Die Varianten entstehen also nur, so lange das Wachstum der Kultur fortgeht und zwar unter den veränderten Bedingungen. Hieraus ergibt sich die Variabilität als eine Funktion des Wachstums unter veränderten Bedingungen. Dies geht weiterhin auch daraus hervor, dass man bei fortgesetzter Übertragung in kurzen Zwischenräumen viel rascher und reichlicher die Varianten erhält als wenn man eine zunächst typisch gewachsene Kultur sehr lange Zeit stehen lässt und dann auf Varianten untersucht. Meist erhält man dabei erst nach wiederholten Übertragungen eine Variation d. h. der Variationsreiz muss erst auf eine gewisse Anzahl von Generationen eingewirkt haben um eine Veränderung zu erzielen. Im Latenzstadium des Wachstums bleibt der Variationsreiz wirkungslos; das ruhende Idioplasma ist nicht variationsfähig

Gewinnung bezw. Isolierung der Varianten. Methodik der Versuche. Die Kulturen bezw. Kulturserien, in denen eine Variation erzielt werden sollte, wurden durch Abimpfung von isolierten Kolonien erhalten; denn nur so kann man sicher sein, dass man von erblich einheitlichem Material ausgeht. Dann wurden die Kulturen je nach Absicht der Reizdosierung weiter behandelt, d. h. in kürzeren Zwischenräumen weiter übertragen oder längere Zeit stehen gelassen.

Die Varianten wurden dadurch isoliert, dass aus den Massenkulturen nach Aufschwemmung in einem flüssigen Medium Agarplatten gegossen wurden. Hierbei wachsen die einzelnen Keime zu isolierten Kolonien aus. Nur dadurch gelingt es, alle Varianten mit Sicherheit zu gewinnen. Denn die Abänderungen betreffen nie alle Individuen gleichzeitig, sondern immer nur einen Teil: die Varianten treten also in Form der Konvarianten, nicht der Devarianten (Plötz) auf. In Massenkulturen (Strichkulturen auf Agar oder Bouillonkulturen) lassen sich deshalb die Varianten nur gewinnen, wenn sie gegen die normal gebliebenen Individuen in der Mehrzahl vorhanden sind. Solche Varianten dagegen, welche nur in sehr spärlicher Zahl auftreten, werden in Massenkulturen durch die große Menge der normal gebliebenen Individuen verdeckt. Die Gewinnung der Varianten hat demgemäß durch Selektion der aus isolierten Keimen gewachsenen Kolonien zu erfolgen.

Feststellung des Variationscharakters. Die Feststellung des Variationscharakters erfolgt durch Vererbungsversuche. In unserem Falle sind die Abänderungen retrogressiver Natur; ihr Verhalten hinsichtlich der Erblichkeit wird also dadurch geprüft, dass die Varianten sowohl lediglich unter Wegfall des variierenden Reizes als auch unter dem Einfluss des entgegengesetzt d. h. progressiv wirkenden Reizes gezüchtet werden.

## Die Modifikation.

Die modifizierte Form erhält man am leichteston durch fortgesetzte Kultivierung auf dem Schrägagar. Die Zwischenräume in denen übertragen wird, betragen am besten 7 Tage (bei kürzeren Zwischenräumen bleiben die in den ersten Kulturgenerationen am Rand des Bakterienrasens auftretenden Mutanten noch weiterhin erhalten, bei längeren Zwischenräumen könnten Fluktuanten neben den modifizierten Keimen erhalten werden). Die Übertragung geschieht so, dass stets von der Mitte des Bakterienrasens der letzten Kultur abgeimpft und auf dem neuen Schrägagar ausgestrichen wird. Die Kulturen verändern sich dabei allmählich immer mehr. Zunächst treten am Rand des Bakterienrasens weißliche Sektoren auf, in späteren Kulturgenerationen erscheint der Rand als konfluierendes weißliches Band. Diese Veränderungen am Rand des Bakterienrasens sind verursacht durch Mutation (stärkere Einwirkung der Stoffwechselprodukte bei den zuletzt entstehenden Individuen der Kultur, vgl. später). Das Innere des Bakterienrasens bleibt dagegen zunächst unverändert d. h. glasig-grau, durchscheinend, fadenziehend. Bei fortgesetzter Übertragung aus den zentralen, möglichst wenig veränderten Partien werden die Kulturen allmählich flacher, weißlicher, und zwar auch im Innern des Bakterienrasens. Das Endstadium der Modifikation ist dann erreicht, wenn die Kulturen ganz

flach, im Innern fast ebenso weißlich geworden sind wie am Rand. Der Rasen ist dabei nicht ganz homogen, sondern setzt sich aus feinen weißlichen und etwas durchscheinenden Streifen zusammen, die am Rand radiär gestellt sind. Dies ist in der 15.—20. Kulturgeneration erreicht. Der Rand des Bakterienrasens, der zwar meist noch etwas weißlicher gefärbt ist als die zentralen Partien, aber doch bei weitem nicht in solchem Kontrast wie in den ersten Kulturgenerationen, enthält dann keine Mutanten mehr. Wir haben jetzt eine einheitliche (soweit dies möglich ist, wie folgt) Kultur der modifizierten Form vor uns. Es ist von jetzt an gleichgültig, ob bei weiteren Übertragungen vom Rand oder von der Mitte des Bakterienrasens übertragen wird; die Kulturen verändern sich nicht mehr.

Die einzelnen Individuen sind, wenn wir sie auf die Kapselbildung untersuchen, in verschiedenem Grade abgeändert: viele besitzen eine sehr schmale kaum mehr sichtbare Kapsel, einige aber auch eine breite Kapsel. Bei den meisten zeigt sich die Breite der Schleimhülle zwischen diesen beiden Extremen. Diese Zusammensetzung aus verschiedenartigen Keimen (Fig. 5) erklärt die inhomogene Struktur des Bakterienrasens bei den modifizierten Kulturen. Er besteht aus modifizierten und typisch gebliebenen Individuen. Auch bei beliebig lange fortgesetzter Übertragung der modifizierten Kulturen auf dem Schrägagar verschwinden die typisch bleibenden Individuen nie ganz. Denn zugleich mit der Entwicklung der Modifikation nimmt die Schleimbildung der Kulturen d. h. der Variationsreiz ab. Diejenigen Individuen des Typus, welche die beginnende Modifikation unverändert überstanden haben, werden infolgedessen auch durch weitere Übertragungen nicht mehr modifiziert und wachsen mit den Eigenschaften des Typus weiter. Es gelingt also nicht, durch weitere Übertragungen eine völlige „Reinkultur“ der modifizierten Form zu erhalten.

Immerhin aber werden die meisten Individuen durch die fortgesetzte Übertragung auf dem Schrägagar im Sinne der Modifikation abgeändert; es gelingt also durch das Verfahren der Massenkulturen, die modifizierte Form zu gewinnen.

Sehr deutlich treten die Eigenschaften der Variante hervor, wenn man von einer modifizierten Schrägagarkultur durch das Gussverfahren Platten anlegt. Man erhält dann die den einzelnen Keimen entsprechenden Kolonien isoliert. Einige sind wie die des normalen Phänotypus: glasig durchscheinend, groß, erhaben. Sie bestehen aus Individuen mit breiten Kapseln und sind hervorgegangen aus den normalen Individuen, die auch bei lange fortgesetzter Übertragung der modifizierten Kulturen nie ganz aus diesen verschwinden. Die Mehrzahl der Kolonien dagegen ist wesentlich verändert und zwar lassen sich bis zu den extrem veränderten alle Übergänge

nachweisen. Die am wenigsten abweichenden sind fast gleich groß wie die normalen, enthalten aber in ihrer glasigen grauen Grundsubstanz weiße Sektoren. Diese bestehen aus Bazillen, welche weniger breite Kapseln haben und deshalb näher aneinander liegen. Dadurch werden diese Partien, gegen eine dunkle Unterlage gehalten, weniger durchsichtig und erscheinen weißlich (gegen helle Unterlage dunkler, vgl. Abbild.). Die stärker veränderten Kolonien sind kleiner, bestehen zu ungefähr gleichen Teilen aus grauen und weißlichen Sektoren (Fig. 4), die extrem modifizierten sind noch kleiner (nach 3 Tagen 3—5 mm), ganz weiß und flach. Bei mikroskopischer Betrachtung lässt sich aber deutlich erkennen, dass auch sie radiär gestreift sind. Die einzelnen Individuen dieser extrem veränderten Kolonien besitzen meist keine Kapseln mehr, sondern nur Endoplasma und Ektoplasma, ganz wenige aber noch breite Kapseln. Dadurch erklärt sich die inhomogene radiärstreifige Struktur.

Die Modifikation verändert die Virulenz nicht in nachweisbarem Grade, da die modifizierte Form beim Aufenthalt im Tierkörper sofort die Schleimhüllen wieder bildet.

Prüft man die modifizierte Form auf Erblichkeit, so zeigt sich, dass durch eine Tierpassage (am besten Maus) sofort der normale Phänotypus wieder erhalten wird. Dieser Rückschlag kann nicht allein auf Selektion zurückgeführt werden, etwa durch die Annahme, dass die neben den modifizierten Keimen stets — wenn auch in sehr geringer Zahl — vorhandenen normalen Individuen mit breiter Kapsel und hoher Virulenz allein im Tierkörper zur Vermehrung gelangen und deshalb nach dem Tode des Tieres aus dem Blut reingewonnen werden. Dies ist deshalb ausgeschlossen, weil die Kulturen der modifizierten Form auch in sehr geringen Dosen die gleiche Infektionskraft besitzen als die des normalen Phänotypus. Es müssen also auch die modifizierten Individuen rasch im Tierkörper zur Vermehrung gelangen. Da nach einer einzigen Tierpassage stets nur normale Individuen aus dem Blut gewonnen werden, sind also die modifizierten in den Typus zurückverwandelt.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der Erblichkeit beim Plattengussverfahren. Von einer durch Plattenguss isolierten extrem modifizierten Kolonie gehen in der ersten Plattenaussaat verschiedenartige Kolonien auf: wenige vom normalen Phänotypus, groß und glasig, die meisten Übergänge zwischen ihm und der extrem modifizierten Form, einige wie die extrem modifizierte Ausgangskolonie, d. h. klein, flach, weißlich. Die weitere Abimpfung und Züchtung mittels des Plattenverfahrens ergibt, dass von den typisch erscheinenden Kolonien nur Kolonien des normalen Phänotypus aufgehen, die auch weiterhin die Eigenschaften des Typus beibehalten; dagegen erhält man durch Abimpfung von einer extrem modifizierten Kolonie wiederum das gleiche Gemisch von normalen, mittel-

stark und extrem modifizierten Kolonien wie von der ersten modifizierten Kolonie. Dies lässt sich beliebig oft wiederholen. Stets ergibt die Abimpfung von einer extrem modifizierten Kolonie ein Gemisch von Kolonien des Typus, der modifizierten Form und einer Zwischenform beider.

Dies ist nicht etwa darauf zurückzuführen, dass die modifizierte Ausgangskolonie aus einem Gemisch von Individuen des Typus und einer erblichen Variante besteht[1]). Denn bei einer künstlichen Mischung des Typus und einer erblichen Variante gehen bei der Plattenaussaat die Kolonien nie gemischt an, sondern sie wachsen immer getrennt oder sie setzen sich, wenn wirklich einmal zwei erblich verschiedene Individuen unmittelbar nebeneinander zu liegen kommen, scharf gegeneinander ab und bilden zwei exzentrisch geformte Kolonien. Bei Aussaat einer extrem modifizierten Kolonie wachsen aber die neuen, extrem modifizierten Kolonien regelmäßig schon vom Zentrum an radiär gemischt und in konzentrischer Anordnung. Daraus geht hervor, dass das Gemisch von normalen und modifizierten Individuen in einer extrem modifizierten Kolonie von einem einzelnen, ebenfalls extrem modifizierten Individuum abstammt, bei dessen Proliferation schon die ersten Generationen zum Teil in den Typus zurückschlagen, während der andere Teil der Nachkommen modifiziert bleibt. Die in den Typus zurückgeschlagenen Individuen ergeben bei erneuter Aussaat von vornherein Kolonien des Typus, die modifiziert gebliebenen Individuen liefern wiederum modifizierte Kolonien, in denen sich der soeben beschriebene Vorgang wiederholt. Es hat also zunächst den Anschein, als ob die Modifikation bei einem Teil der Individuen vollkommen erblich wäre.

Untersucht man die Plattenkulturen nach längerer Zeit (7 bis 10 Tage), so bemerkt man, dass sich die extrem modifizierten Kolonien mit einem glasigen, homogenen Saum umgeben. Impft man von diesem ab (Plattenguss), so erhält man im Gegensatz zur Abimpfung von der Mitte nur Kolonien des Typus. Die Peripherie der modifizierten Kolonien enthält also von einem gewissen Alter der Kultur ab einen Saum von Individuen, die sämtlich in den Typus zurückgeschlagen sind. Dies kommt dadurch zustande, dass die modifizierten Individuen auch bei zunehmendem Alter der Kultur an Ort und Stelle, wo sie gewachsen sind, also im Bereich der ursprünglichen Kolonie liegen bleiben, während die zurückgeschlagenen, wieder mit Schleimhüllen versehenen Individuen von dem leicht

1) Die Anregung zu dem in folgendem geführten Nachweis, dass die modifizierten Kolonien nicht aus einem Gemisch des Typus und einer erblichen Variante bestehen und insbesondere, dass die Erblichkeit der Modifikation durch Fortdauer des Variationsreizes, nicht aber durch eine wirklich erbliche Abänderung des Idioplasmas verursacht ist, verdanke ich Herrn Professor Plate in Jena.

erhabenen Bezirk der eigentlichen Kolonie nach der etwas niedrigeren Oberfläche des Agars peripherwärts abfließen (wie es ja für die Kolonien des Typus charakteristisch ist) und dabei einen konfluierenden Rasen bilden; dieser besteht dann natürlich nur aus Individuen, welche in den Typus zurückgeschlagen sind (Fig. 4). Dass dieser Saum aus modifizierten Individuen hervorgegangen ist, die erst an der Peripherie der Kolonien in den Typus zurückgeschlagen sind, halte ich nicht für wahrscheinlich; denn in diesem Stadium sind die Kolonien schon ziemlich groß, und es hat bereits eine gewisse Ansammlung von Stoffwechselprodukten stattgefunden, welche einen Rückschlag der Modifikation in den Typus verhindert.

Auf Grund dieser Beobachtungen lässt sich die Erblichkeit der Modifikation folgendermaßen beurteilen. Kommt ein modifiziertes Individuum unter Wegfall des variierenden Reizes zur Proliferation, so bleibt ein Teil der Nachkommen modifiziert, ein anderer Teil schlägt schon in den ersten Generationen in den Typus zurück. Es handelt sich also nicht um echte Erblichkeit, da die Variation schon in den ersten Generationen abklingt und „der Mittelwert der Nachkommen sich verschiebt" (Johannsen). Nun hält sich aber die Modifikation doch für beliebig viele Kulturgenerationen konstant, wenn jedesmal von einer extrem modifizierten Kolonie abgeimpft wird. Dies ist aber nicht auf echte Erblichkeit d. h. auf Fortdauer der Variation ohne den Variationsreiz, sondern auf erneute Einwirkung des Variationsreizes zurückzuführen. Denn zugleich mit dem Wachstum der modifizierten Kolonie häufen sich die retrogressiv wirkenden Stoffwechselprodukte an, da bei dem Wachstum die in den Typus zurückgeschlagenen Keime wesentlich beteiligt sind. Infolgedessen geraten diejenigen Nachkommen des modifizierten Individuums, die nicht schon in den ersten Generationen in den Typus zurückgeschlagen sind, von neuem unter die Wirkung des Variationsreizes und werden am Rückschlag verhindert. Sie wachsen in dieser Kolonie modifiziert weiter und verhalten sich bei erneuter Aussaat ebenso wie der modifizierte Keim, von dem sie stammen d. h. sie schlagen wieder nur zum Teil in den Typus zurück. Die Erblichkeit der modifizierten Form unter den angegebenen Bedingungen des Plattengusses ist also nur scheinbar und in Wirklichkeit ebenso zu erklären wie bei fortgesetzter Kultivierung auf dem Schrägagar, d. h. auf die Fortdauer des Variationsreizes zurückzuführen. Die Modifikation ist bei Wegfall des Variationsreizes nur für eine beschränkte Zahl von Generationen erblich.

Wesen und Entstehungsweise der Modifikation. Die Modifikation trat als retrogressive Variation derart in Erscheinung, dass durch die gelindeste Wirkung des retrogressiven Variationsreizes die Schleimbildung im Laufe vieler Generationen immer mehr

abnahm bis zum Verschwinden der sichtbaren Eigenschaft (bei den extrem modifizierten Individuen). Diese Veränderung ging durch die Einwirkung des in umgekehrter Richtung wirkenden Reizes sehr rasch, etwas langsamer schon bei Wegfall des retrogressiven Reizes in den Typus zurück. Deshalb können wir annehmen, dass die Abnahme der Schleimbildung bei der retrogressiven Modifikation nur auf eine Hemmung des Viskoplasmas zurückzuführen ist; denn schon bei Wegfall des Variationsreizes, also allein durch ihr Beharrungsvermögen, gelangen die gehemmten Anlagen wieder zur normalen Entfaltung.

Die Entstehung und die Zurückbildung der Modifikation vollzieht sich allmählich. Die Hemmung des Viskoplasmas nimmt im Laufe vieler Generationen stetig zu bis sie ihren Endwert erreicht hat. Diese allmähliche Zunahme der Variation ist sogar in den Generationen der einzelnen Kulturen zu beobachten; denn die zuletzt entstehenden Individuen, also die am Rand des sich ausbreitenden Bakterienrasens gelegenen, sind stärker modifiziert als die ersten. Nie wird ein extrem modifiziertes Individuum unmittelbar aus dem Typus erhalten. Die Modifikation braucht also eine gewisse Zahl von Generationen, bis sie in stetig zunehmendem Grade ihr Extrem erreicht hat.

Auch die Zurückbildung der Modifikation erfolgt nicht plötzlich in einer Generation. Dies lässt sich zwar nicht bei der Reversion durch Tierpassagen, wohl aber durch das Plattengussverfahren nachweisen. Hierbei entfalten sich die gehemmten Anlagen erst nach mehreren Generationen wieder in normaler Weise bei allen Individuen. Eine gewisse Erblichkeit d. h. eine Fortdauer ohne weitere Einwirkung des Variationsreizes lässt sich also bei der Modifikation nachweisen, obwohl sie der geringsten Beeinflussung des Idioplasmas entspricht, die sich erzielen liess. Ich habe deshalb früher den für das Abklingen einer Variation gebräuchlichen Ausdruck „pseudohereditäre Nachwirkung“ hierauf angewendet, bin aber jetzt der Ansicht, dass diese Bezeichnung überflüssig ist (wenigstens für unseren Fall), da sie keinem prinzipiell, sondern nur graduell verschiedenen Begriff entspricht.

Die geschilderte Form der Variation entspricht den Gesetzmäßigkeiten, die jetzt von den Vererbungsforschern in Anknüpfung an die „Standortsmodifikationen“ Nägelis als charakteristisch für die Modifikation bezeichnet werden: unter dem Einfluss äußerer Bedingungen ändert sich eine sichtbare Eigenschaft und geht bei Wegfall dieser Bedingungen mehr oder weniger rasch in den früheren Zustand zurück. Diese Veränderung beruht auf der Fähigkeit einer (oder mehrerer) Erbeinheiten, auf eine Veränderung in den äußeren Bedingungen entsprechend zu reagieren, ohne sich dabei selbst zu ändern. Die Reaktionsfähigkeit (oder Reaktionsbreite),

welche für die Art charakteristisch ist, ändert sich dabei nicht (Baur, 12). Die Modifikation ist also nicht erblich. Dass die Modifikation in unserem Falle einen gewissen Grad von Erblichkeit besitzt, muss auf den innigen Zusammenhang zurückgeführt werden, der bei Bakterien zwischen zeugendem und erzeugtem Individuum infolge der asexuellen Fortpflanzung besteht (Haeckel). Darauf wurde schon in der Einleitung hingewiesen.

Bei den Lebewesen mit differenzierter Keimbahn erstrecken sich die Modifikationen meist nur auf eine Generation. Bei Bakterien kann man jedoch je nach dem Grade der Erblichkeit, den eine Modifikation besitzt, von leicht reversiblen und von Dauermodifikationen sprechen. Auf jeden Fall muss jedoch eine als Modifikation bezeichnete Variation schon beim Wegfall des variierenden Reizes ein Abklingen der Veränderung zeigen. Als weiteres Merkmal der Modifikation ist die allmähliche Entwicklung der Variation zu fordern.

## Die Mutation.

Man erhält die Mutante beim Friedländerbazillus ebenso wie bei den anderen Bakterien, bei denen besonders Beijerinck (20) und Baerthlein (21) die Gewinnung der Mutanten ausführlich beschrieben haben, wenn man Agar oder Bouillonkulturen des normalen Bazillus längere Zeit im Brutschrank oder nach 24stündiger Bebrütung bei Zimmertemperatur stehen lässt und dann Platten anlegt. Es genügen 4 Wochen, doch erhält man auf diese Weise nicht aus jeder Kultur die Mutante; tritt die Mutation in einer Kultur nach 4 Wochen noch nicht ein, so erhält man sie meist auch durch längeres Stehenlassen nicht mehr. (Im Latenzstadium des Wachstums tritt keine Variation ein).

Absolut sicher und viel rascher kann man die Mutation herbeiführen, wenn man durch fortgesetzte Übertragungen auf dem Schrägagar das Wachstum der Bakterien im zusammenhängenden Rasen weitergehen lässt. Überträgt man in 3—7tägigen Zwischenräumen in der Weise, dass jedesmal von der Mitte des Bakterienrasens abgeimpft und dieses Material auf dem neuen Schrägagar ausgestrichen wird, so tritt meist in der 3.—4. Kulturgeneration eine plötzliche auffallende Veränderung ein. Während die ersten Kulturgenerationen aus homogenem, glasig durchscheinendem Bakterienrasen bestanden, treten jetzt plötzlich weißliche Sektoren am Rand des Bakterienrasens auf, die bei Fortsetzung des Verfahrens in den nächsten Kulturgenerationen zunehmen, so dass sie schließlich zu einem breiten weißen Band zusammenfließen. Diese weißlichen Partien bestehen aus Mutanten. (Die Mitte des Bakterienrasens bleibt zunächst noch unverändert; durch Weiterimpfung von hier erhält man die modifizierte Form.) Legt man von den weißen Sektoren oder dem weißen Rand einer Schrägagarkultur, in der die Mutation

begonnen hat, durch das Gussverfahren Agarplatten an, so gehen zwei bedeutend verschiedene Arten von Kolonien auf, die durch keine Übergangsformen verbunden sind. Ein Teil besteht aus den großen schleimigen Kolonien des normalen Typus, der andere aus kleinen, flachen weißlichen Kolonien, den Mutanten. Die einzelnen Individuen der Mutante sind schlanke Stäbchen, welche nur eine sehr dünne Zellmembran besitzen und keine Schleimhüllen bilden. Impft man von den peripheren weißlichen Partien auf Schrägagar ab, so erhält man eine flache, fast ganz weißliche Kultur; diese enthält nur noch wenige glasige, typisch gebliebene Inseln. Wird eine solche veränderte Kultur abermals durch Abimpfung von peripheren, weißlichen Partien auf Schrägagar übertragen, so erhält man die Mutante meist schon rein. Die Mutante lässt sich also wie die modifizierte Form auch in Massenkulturen rein gewinnen.

Die Virulenz ist durch die Mutation ganz erheblich gesunken; die dosis letalis minima für die Maus ist 1,0 ccm Bouillonkultur.

Die durch die Mutation erfolgende Veränderung vollzieht sich in einer Generation. Dies geht daraus hervor, dass die ersten mutierenden Individuen, die jedoch in der betreffenden Kulturgeneration gegen Ende des Wachstums der Kultur entstehen, auf einer Zwischenstufe zwischen normalem Typus und Mutante stehen bleiben, welche morphologisch sehr charakteristisch ist (Fig. 6). Diese Übergangsformen stellen aber keine für sich beständigen Varianten dar. Bei erneuter Übertragung wird stets das Endstadium der Mutation erreicht (Fig. 7) und nie eine Übergangsform mehr angetroffen. Wären die Übergangsformen auch nur für wenige Generationen beständig, so müsste man sie in der erneuten Übertragung wenigstens in einigen Exemplaren noch vorfinden. Sie gelangen also nur deshalb zur Beobachtung, weil in ihnen die Entwicklung der mutierenden Individuen nicht zum Abschluß bezw. zur Bildung der nächsten Generation kommt; denn die beginnende Anhäufung der Stoffwechselprodukte verhindert das weitere Wachstum der Kultur. Durch das Auftreten dieser auf eine Generation (nicht Kulturgeneration) beschränkten Übergangsformen ist der Beweis ermöglicht, dass die Mutation im Gegensatz zur Modifikation eine sprunghafte Variation ist. Sie setzt in einer Generation in einem gewissen Entwicklungsstadium des Individuums sichtbar ein und ist bei den Nachkommen dieses Individuums vollkommen ausgeprägt, worauf sie zu keiner weiteren Veränderung mehr führt.

Dem Beginn der anscheinend so plötzlich einsetzenden Mutation geht jedoch ein latente Prämutationsphase voraus. Man erhält z. B. in einer Serie von Kulturgenerationen in der fünften die Mutation, obwohl sich die vierte noch nicht sichtbar gegen die erste verändert hatte. Alle von der ersten Kulturgeneration angelegten Übertragungen ergeben keine Mutation, dagegen tritt die

Mutation in sämtlichen von der vierten Kulturgeneration angelegten Übertragungen ein. Deshalb muss man annehmen, dass sich im Laufe der Übertragungen latent eine Veränderung in den Kulturen eingestellt hat, die in dem angeführten Beispiel erst bei Übertragung der vierten Kulturgeneration manifest wird, d. h. eine Prämutationsphase.

Der Variationsreiz, der die Mutation herbeiführt, ist stärker als derjenige, welcher die Modifikation veranlasst. Die Mutanten werden entweder nur aus ziemlich alten Kulturen oder bei frischen Übertragungen nur an denjenigen Stellen der Kulturen gewonnen, die zuletzt d. h. unter dem stärksten Einfluss der Stoffwechselprodukte entstehen. Hierbei zeigt sich besonders klar, dass die Variation eine Funktion des Wachstums ist. Legt man nämlich von einer am Rande in beginnender Mutation begriffenen Agarkultur Platten an, so erhält man bei Abimpfung von der Mitte nur normale Kolonien, bei Abimpfung vom Rand dagegen reichlich die Mutanten. Es sind also nur die zuletzt entstehenden, bei Anhäufung der Stoffwechselprodukte noch im Wachstum begriffenen Keime von der Mutation betroffen worden, während der gleiche Variationsreiz bei den schon im Latenzstadium des Wachstums begriffenen Individuen keine Veränderung erzeugt hat.

Erblichkeit der Mutation. Die Eigenschaften der durch Plattenguss rein gewonnenen Mutante verändern sich bei weiterer Kultivierung nicht mehr. Die Mutante ist ein schlankes Stäbchen mit schmalem Ektoplasma (Fig. 8), sie bildet auf der Agarplatte kleine (in 5 Tagen 3—5 mm große), flache, grauweißliche, homogene Kolonien (Fig. 9), auf dem Schrägagar einen flachen, grauweißlichen, nicht abfließenden Bakterienrasen. Man kann die Mutante durch den Plattenguss, auf Schrägagar oder in Bouillon züchten, sie bleibt bei Übertragung in den üblichen Zwischenräumen (alle 1 bis 4 Wochen) in ihren Eigenschaften vollkommen konstant. Die durch die Mutation eingetretene Veränderung bleibt also, sobald sie einmal manifest geworden ist, auf ihrem Zustand bestehen.

Die Abimpfung von einer Kolonie der Mutante ergibt auf der Agarplatte nur Kolonien, die der Ausgangskolonie vollkommen gleichen. Der Wegfall des Variationsreizes führt also keinen Rückschlag der Mutante herbei. Der Mittelwert der Nachkommen verschiebt sich hierbei nicht (im Gegensatz zur modifizierten Form).

Unter gewissen Bedingungen lassen sich aber doch ganz regelmäßig Rückschläge in den normalen Typus erzielen. Dies gelingt, wenn Kulturen der Mutante längere Zeit unübertragen stehen geblieben sind (mindestens 8 Wochen) und dann neu überimpft werden. Dabei schägt ein Teil der Mutanten in den normalen Typus zurück. Frische Kulturen der Mutante lassen sich nur durch Tierpassagen in den Ausgangstypus umwandeln. Man muss dabei sehr große Mengen (wegen der geringen Virulenz) ins Tier verimpfen. Der

Rückschlag tritt dann, je nachdem die Mutante erst kürzere oder schon längere Zeit auf künstlichen Nährböden fortgezüchtet ist, in der 3.—5. Tierpassage ein. Nach den ersten Tierpassagen ist noch keine sichtbare Veränderung wahrzunehmen, in einer bestimmten Passage vollzieht sich dann plötzlich der Rückschlag und zwar ebenso stoßweise wie die ursprüngliche Mutation. Man muss infolgedessen annehmen, dass auch dem Rückschlag eine latente Prämutationsphase vorausgeht.

Bei der Gewinnung des normalen Typus durch Rückschlag der Mutante spielen Selektionsvorgänge eine Rolle. Denn nur ein Teil der Mutanten schlägt auf den künstlichen Nährböden oder im Tierkörper in den Typus zurück. Die im Tierkörper zuerst zurückschlagenden Individuen gelangen wegen ihrer hohen Virulenz auch zu starker Vermehrung und werden unter Umständen schon bei der ersten Tierpassage, in der der Rückschlag stattfindet, aus dem Blute rein gewonnen.

Wesen der Mutation. Vom Standpunkt der Vererbungsforschung lässt sich der Mutationsvorgang mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit analysieren. Die Mutation zeigt sich darin, dass eine bestimmte Eigenschaft in einer Generation plötzlich verschwindet und nach vielen Generationen wieder sichtbar wird. Dies spricht dafür, dass die Erbeinheit der betr. Eigenschaft nicht verloren gegangen bezw. beim Rückschlag neu entstanden ist, sondern nur ihren Zustand gewechselt hat. Beijerinck hat wohl zuerst vermutungsweise den Gedanken ausgesprochen, dass bei der Mutation aktive Erbeinheiten latent oder latente Erbeinheiten aktiv werden. Diese Annahme hat lediglich auf Grund der Mutationserscheinungen viel Wahrscheinlichkeit für sich; durch den Gegensatz der Mutation zu den anderen Formen der Variabilität, insbesondere zu der später zu beschreibenden Fluktuation, erscheint sie mir so gut bewiesen, wie es überhaupt für die ja immerhin hypothetischen Erbeinheiten nur möglich ist. Ich schließe mich also der Auffassung Beijerinck's an und führe die Mutation auf eine Zustandsänderung, einen Valenzwechsel von Erbeinheiten, zurück. Die beobachteten Erscheinungen sprechen für die Richtigkeit der Theorie Plate's (8) über den Valenzwechsel (Grundfaktor — Supplementtheorie). Es werden dabei entweder aktive Erbeinheiten latent oder inaktiv: dies ist die retrogressive Mutation- oder es werden latente Erbeinheiten aktiv: dies ist die progressive Mutation. Die Rückschläge in den Ausgangstypus sind weiter nichts als eine Mutation, welche in umgekehrter Richtung wie die ursprüngliche verläuft. Neue Erbeinheiten entstehen also bei der Mutation nicht, die Artgrenzen werden nicht überschritten.

In unserem Falle ist die retrogressive Mutation darauf zurückzuführen, dass die für die Schleimbildung maßgebenden Erbeinheiten

inaktiv werden. Das Schleimbildungsvermögen beruht, wie sich bei der Fluktuation ergeben wird, auf dem Zusammenwirken mehrerer gleichsinniger Erbeinheiten, d. h. eines biologischen Radikals (Plate); es wird also ein Komplex von Anlagen mit dem Verlust der sichtbaren Kapselbildung inaktiv.

Zugleich tritt auch im Endoplasma und Ektoplasma eine sichtbare Veränderung ein, denn aus dem breiten Stäbchen wird plötzlich ein schlankes mit schmalem Ektoplasma. Möglicherweise werden also noch andere, mit dem Aufbau des Endoplasmas und Ektoplasmas in Verbindung stehende Erbeinheiten inaktiv, falls diese Veränderungen nicht auch irgendwie vom Viskoplasma abhängen.

Der Rückschlag in den normalen Typus vollzieht sich durch die ebenso sprunghaft erfolgende Aktivierung der gleichen Anlagen.

Die Erblichkeit der Mutation beweist, dass das Beharrungsvermögen der Erbeinheiten das gleiche ist, wenn sie aktiv oder latent sind. Die Mutante besitzt im Vergleich zum Typus einen wesentlich reduzierten Stoffwechsel, der Variationsreiz fällt mit dem Verlust der Schleimbildung vollkommen weg. Trotzdem bleibt die Mutante bei weiterer Kultivierung und zwar sogar beim Plattengussverfahren erblich konstant. Ist jedoch der Rückschlag in den Typus durch bestimmte stärker progressiv wirkende Faktoren einmal eingetreten, so bleibt der Typus von jetzt ab unter den schon bei Besprechung der Vererbung genannten Bedingungen ebenso beständig wie vor der Mutation — also unter Bedingungen, die an sich nicht genügten, um den Rückschlag der Mutante herbeizuführen. Daraus folgt, dass Typus und Mutante unter gleichen Bedingungen konstant bleiben, sobald einmal der jeweilige Zustand (Aktivität oder Latenz) der Erbeinheiten herbeigeführt ist. Die Erbeinheiten verharren also in dem Zustand der Aktivität oder Latenz, in den sie durch äußere Faktoren gebracht werden, ohne dass die den betreffenden Zustand herbeiführenden Faktoren in gleicher Stärke andauern.

Der Rückschlag d. h. die Reaktivierung der latenten Anlagen erfordert stärkere progressiv wirkende Bedingungen als die Reversion der modifizierten Form. Es ist nicht sicher zu erklären, warum bei neuem Wachstum alter Kulturen der Mutante einige Individuen in den Typus zurückschlagen und zwar erst, wenn die Kulturen ziemlich alt sind und sich schon längere Zeit im Latenzstadium des Wachstums befinden. Vielleicht nimmt nach längerem Ruhezustand die Fähigkeit zur Aktivierung bei den latenten Anlagen wieder zu, besonders wenn der inaktivierende Variationsreiz vollkommen fehlt, wie in den Kulturen der Mutante. Man könnte dann annehmen, dass die betreffenden Individuen vor dem auf dem neuen Nährboden erfolgenden Rückschlag noch in der alten Kultur in einen Prämutationszustand geraten. Der Rückschlag im Tierkörper ist so aufzufassen, dass durch den progressiv wirkenden Reiz, dem vermutlich sogar die Entstehung des Schleimbildungsvermögens als äußerem

Faktor zuzuschreiben ist, die Aktivierung der latenten Erbeinheiten verhältnismäßig leicht und rasch gelingt.

Der zeitliche Entstehungsmechanismus der Mutation ist durch die auf eine Generation beschränkten Übergangsformen verständlich. Die Mutation (zunächst für die Verlustmutation sicher zu beobachten) vollzieht sich derart, dass bei einem im Wachstum begriffenen Individuum in einem bestimmten Stadium der Entwicklung Erbeinheiten inaktiviert werden. Auf diese Weise wird das entsprechende Anlageprodukt in der mutierenden Generation schon nicht mehr in normalem Umfang gebildet, ist jedoch noch in einem gewissen Grad vorhanden, soweit es eben vor Einsetzen der Mutation schon gebildet war; in der darauffolgenden Generation fehlt es aber ganz, da in dieser die betreffenden Erbeinheiten schon von Anfang an latent sind. Auf diese Weise erklärt sich am besten das Vorkommen der auf eine Generation beschränkten Übergangsformen zwischen Typus und Mutante und das Sprunghafte der Mutation.

Da sich der Rückschlag ebenso plötzlich vollzieht, beruht er wohl auf einem analogen, aber umgekehrt gerichteten Vorgang, auch wenn sich hierbei die Übergangsformen aus leicht begreiflichen Gründen nicht feststellen ließen.

Da mit dem Namen Mutation heutzutage verschiedene Vorgänge bezeichnet werden, erscheint es mir dringend notwendig, die Bezeichnung Mutation für die geschilderte Art der Variation zu rechtfertigen. Die heutige Erblichkeitsforschung bezeichnet als Mutation eine wirkliche Veränderung der Art durch Abänderung ihrer Zusammensetzung aus Erbeinheiten. Wir legten jedoch dem Mutationsbegriff nur einen Valenzwechsel, eine Zustandsänderung von Anlagen zugrunde, durch welche die Artgrenzen nicht überschritten werden. Wenn ich bei dieser Auffassung bestehen bleibe, so geschieht das aus zwei Gründen.

Erstens: Hugo de Vries, der das große Verdienst hat, die Vorgänge der Artbildung experimentell in Angriff genommen zu haben, hat den Begriff der Mutation für eine bestimmte Variationsform eingeführt. Er fand bei der Züchtung der Nachtkerze, dass ein Teil der Nachkommen „spontan“ mehr oder weniger vom Typus abweichende Eigenschaften zeigte, während der größte Teil unter den gleichen Außenbedingungen unverändert blieb. Die Veränderungen entstanden sprunghaft, ohne Übergänge und waren erblich. Nur ein Teil der veränderten Rassen schlug in späteren Generationen wieder in den Ausgangstypus zurück. De Vries glaubte, dass es sich hier um einen aus inneren Gründen erfolgenden Gewinn wirklich neuer Eigenschaften handle und dass die Mutation die Quelle der Artbildung sei. Wenn sich die von de Vries als reine Mutationen aufgefassten Veränderungen der Oenothera lamarckiana auch zum größten Teil auf Bastardierungserscheinungen zurückführen

lassen, so kann man doch nicht ausschließen, dass echte Mutationsvorgänge (in unserem Sinne) damit verknüpft waren. Die von de Vries für die Mutation als charakteristisch bezeichneten Gesetzmäßigkeiten haben sich auch später bei anderen Arten wiedergefunden und es werden demnach als Mutationen bezeichnet: stoßweise, nur in einem Teil der Nachkommen erfolgende, spontane („richtungslos" erfolgende) und in hohem Grade erbliche Veränderungen.

Nun kann die „Richtungslosigkeit" auf keinen Fall zur Charakterisierung einer Variationsform verwendet werden; denn jede Variation ist durch bestimmte Bedingungen in ihrem Verlauf, d. h. in den Beziehungen zwischen Reiz und Wirkung, festgelegt, auch wenn wir diese Beziehungen nicht immer erkennen. In unserem Fall ist die Richtung der Mutation nach Reiz und Wirkung klar. Maßgebend für den Variationscharakter ist nur der Entstehungsmechanismus und die Erblichkeit der Variation. In dieser Beziehung entspricht die geschilderte Variationsform den von de Vries experimentell festgestellten Gesetzmäßigkeiten. Wenn sich auch herausgestellt hat, dass die Mutation nicht dem Vorgang entspricht, den de Vries lediglich theoretisch von ihr forderte, nämlich den wirklichen Verlust oder Gewinn von Erbeinheiten, so halte ich es doch für gerechtfertigt, die von de Vries nach den Tatsachen charakterisierte und als Mutation bezeichnete Variationsform auch weiter Mutation zu nennen.

Zweitens: es ist mir gelungen, experimentell eine Variation zu erzielen, welche an Erblichkeit die Mutation weit übertrifft. Diese Variationsform ist wahrscheinlich mit dem Gewinn bezw. Verlust von Erbeinheiten verbunden. Sie zeigt jedoch ganz andere Gesetzmäßigkeiten als die Mutation. Sie vollzieht sich nicht stoßweise, sondern allmählich, indem sie eine kontinuierliche Reihe erblicher Zwischenstufen durchläuft. Ich bezeichne sie deshalb als Fluktuation. Die Auffindung dieser Variationsform veranlasst mich hauptsächlich dazu, die Bezeichnung „Mutation" für die nur zu einem Valenzwechsel von Erbeinheiten führende Variationsform beizubehalten.

Als charakteristisch für die Mutation ergab sich also die sprunghafte Bildung der Terminalform, der ebenso erfolgende Rückschlag und ein beträchtlicher Grad von Erblichkeit. Zur Reversion war die Anwendung des progressiv wirkenden Reizes nötig, nur unter einer bestimmten Bedingung (nach langem Latenzstadium des Wachstums) erfolgte der Rückschlag durch das Beharrungsvermögen der Erbeinheiten allein.

Die bakteriologische Forschung hat durch die genaue Verfolgung der Mutationserscheinungen die Erblichkeitslehre um die Tatsache bereichert, dass durch einen Valenzwechsel von Anlagen erblich konstante Rassen entstehen können. Der Valenzwechsel als

Quelle der Variabilität war zwar schon lange bekannt, aber nicht als Ursache erblich konstanter und experimentell zu beherrschender Variation. Derartige schon längst bekannte Erscheinungen des Valenzwechsels erstreckten sich immer nur auf eine oder mehrere Generationen; dass aber durch einen experimentell herbeigeführten Valenzwechsel Anlagen beliebig viele Generationen hindurch in ihrem Zustand der Latenz oder Aktivität zu halten sind und sich jederzeit durch gesetzmäßig wirkende äußere Einflüsse in ihren Ausgangszustand zurückführen lassen, ist erst durch die Bakterienmutationen bekannt und bewiesen worden.

## Die Fluktuation.

Als Fluktuation bezeichne ich eine Art der Variation, welche nicht nur zu einer Variante, sondern zu mehreren Varianten führt. Diese bilden nach dem verschiedenen Grad ihrer Abweichung vom Typus eine kontinuierliche Reihe.

Die Gewinnung dieser Varianten ist etwas schwieriger als die der bisher geschilderten, weil immer nur sehr wenige Individuen einer Kultur diese Form der Variation zeigen. Bei Aussaat einer genügend großen Zahl von Individuen, eventuell Verwendung mehrerer unter den gleichen Bedingungen gehaltener Kulturen gleichzeitig gelingt es jedoch regelmäßig, die Fluktuanten zu gewinnen. Man erhält sie folgendermaßen: Von einer durch Plattenguss erhaltenen Kolonie des normalen Typus, der vorher noch durchs Tier gegangen oder auf Agarplatten in isolierten Kolonien gewachsen war, werden Schrägagar- oder Bouillonkulturen angelegt, 24 Stunden bei 37° bebrütet und dann bei 15° stehen gelassen. Frühestens nach 10 bis 14 Tagen, am besten nach 20—30 Tagen, werden von diesen Kulturen (ich habe bei den meisten Versuchen mit Schrägagarkulturen gearbeitet) Agarplatten angelegt. Über die Reihenfolge im Auftreten der verschiedenen Fluktuanten ist später noch besonders zu berichten. Von allen Teilen des Bakterienrasens wird durch gründliches Verrühren mit der Platinöse Material entnommen, in Bouillon aufgeschwemmt und dort durch wiederholtes Hin- und Herneigen des Röhrchens gemischt. Von dieser Aufschwemmung werden verflüssigte Agarröhrchen nach dem bekannten Verdünnungsverfahren geimpft und zu Platten ausgegossen. Die Platten stehen 24 Stunden im Brutschrank, bleiben dann bei Zimmertemperatur stehen und werden nach 3—5 Tagen untersucht. Von den Platten sind nur diejenigen verwendbar, welche eine genügende Zahl von Kolonien, aber doch mindestens in Abständen von $^1/_2$—1 cm enthalten. Ist die Aussaat dichter, so kommen die Kolonien nicht vollständig genug zur Entwicklung ihrer typischen Eigenschaften und können deshalb nicht beurteilt werden. Auf den Agarplatten, die eine geeignete Keimzahl enthalten, findet man bei der Untersuchung weit-

aus die größte Zahl ganz unverändert, einige in der schon geschilderten Weise durch Radiärstreifung modifiziert, eventuell auch Mutanten. Die für die Fluktuation in Betracht kommenden Kolonien sind kleiner als die des normalen Typus, und zwar lassen sich drei verschiedene Stadien der Fluktuation unterscheiden. Die fluktuierten Kolonien sind besonders bei mikroskopischer Betrachtung mit Sicherheit zu erkennen und zwar dadurch, dass sie homogen chagriniert sind und keine radiären Streifen enthalten, sowie im Präparat durch die morphologischen Eigenschaften der einzelnen Keime.

Die am wenigsten veränderten Kolonien (Fluktuante I) sind nach 3—5 Tagen ungefähr zwei Drittel so groß wie die des normalen Typus, 7—10 mm im Durchmesser, erhaben, homogen, aber nicht ganz so glasig durchscheinend, sondern mehr weißlich-grau. Die einzelnen Bazillen haben sämtlich eine etwas schmalere Kapsel als die der normalen Kolonien. Werden von solch einer fluktuierten Kolonie Platten gegossen, so erhält man die Fluktuante rein. Die aufgehenden Kolonien sind sämtlich der Elternkolonie gleich. Bei längerem Wachstum konfluieren die Kolonien, jedoch nicht alle. Sie überziehen nie die ganze Agarplatte in zusammenhängendem, zerfließlichem Rasen wie der normale Typus. Durch Abimpfung einer solchen fluktuierten Kolonie auf dem Schrägagar erhält man einen homogenen, leicht erhabenen, grau-weißlichen und abfließenden Bakterienrasen.

Die Kolonien des 2. Stadiums (Fluktuante II) sind noch etwas kleiner, nach 3 Tagen 5—7 mm groß, etwas erhaben, stärker weißlich-gelb, aber noch etwas durchscheinend. Bei Abimpfung ergeben sie nur Kolonien, welche der Elternkolonie vollkommen gleichen. Die einzelnen Bazillen haben eine Kapsel, die ungefähr zweimal so breit ist als der Bakterienleib. Bei längerem Stehenlassen konfluieren die Kolonien zum Teil mit den benachbarten Kolonien, breiten sich aber dann nicht weiter aus. Auf dem Schrägagar erhält man einen noch etwas erhabenen abfließenden Bakterienrasen, der am Rande weißlich-grau, im Innern noch grau durchscheinend ist.

Das 3. Stadium (Fluktuante III) zeigt noch kleinere (3—5 mm große), leicht gelblich-weiße, nicht mehr durchscheinende Kolonien, die in den ersten Tagen ganz flach sind und makroskopisch vollkommen den extrem modifizierten gleichen. Bei mikroskopischer Betrachtung (Fig. 10) unterscheiden sie sich von diesen aber dadurch, dass sie keine radiären Strahlen zeigen. Sie erscheinen ebenso wie die anderen Fluktuanten homogen chagriniert. Dementsprechend findet man bei mikroskopischer Untersuchung auch nur gleichartige Einzelindividuen vor. Beim Tuscheverfahren erscheinen die Bakterien der Fluktuanten III ohne deutliche Kapsel, nur aus Bakterienleib und breiter Membran bestehend. Dass die Schleimhülle fehlt oder nur in minimalem Grade vorhanden ist,

geht besonders bei der Methylenblaufärbung hervor. Die Bakterienleiber erscheinen dabei zwar scharf konturiert, es fehlt aber die für die schleimbildenden Individuen charakteristische violette Überdeckung (Fig. 11). Auf dem Schrägagar bildet die Fluktuante III einen flachen Bakterienrasen, der im Innern grau durchscheinend, am Rande etwas weißlich gefärbt ist. Der Rasen ist abfließend im Gegensatz zu der ebenfalls weißlich-grauen, flachen Kultur der Mutante. Bei Abimpfung einer isolierten Kolonie der Fluktuante III erhält man wiederum nur Kolonien, welche der Elternkolonie vollkommen gleich sind.

Die Virulenz ist bei den Fluktuanten parallel zu der Herabsetzung der Kapselbildung gesunken. Bei der Fluktuante III ist die dosis letalis minima für die Maus 0,5 ccm Bouillonkultur.

Erblichkeit der Fluktuation. Die 3 Fluktuanten sind in ihren Eigenschaften jede für sich außerordentlich beständig (innerhalb einer bestimmten, für jede Fluktuante konstanten Variationsbreite). Die Fluktuanten I und II wurden bis jetzt fast 2 Jahre lang, die Fluktuante III über 3 Jahre lang beobachtet. Die Fortzüchtung durch das Plattengussverfahren ergibt, dass bei den 3 Fluktuanten die Nachkommen vollkommen den Elternkolonien gleichen. Der Mittelwert der Nachkommen verschiebt sich also bei Wegfall des Variationsreizes nicht.

Tierpassagen, welche die modifizierte Form und die Mutante in kürzester Zeit in den normalen Typus zurückverwandeln, lassen die Fluktuanten selbst nach zahlreicher Wiederholung anscheinend unverändert. Bei Fluktuante I wurden 10, bei Fluktuante II wurden 20, bei Fluktuante III wurden 100 Mäusepassagen vorgenommen. Dabei geschah eine Zeitlang die Infektion mit eben tödlichen Dosen, und später, als es sich herausstellte, dass bei der Mutante der Rückschlag am raschesten durch Impfung mit enormen Dosen eintritt, wurden außerordentlich große Dosen zur Infektion verwendet. Auch hierdurch konnte kein Rückschlag in den normalen Typus erzielt werden. Die Fluktuante III ist durch die 100 Tierpassagen nicht einmal in den Typus der Fluktuante II zurückverwandelt.

Fortzüchtung auf dem Schrägagar lässt die Fluktuanten ebenfalls unverändert; sie werden allmählich nur geringgradig ebenso wie der Typus durch Modifikation verändert, schlagen aber durch Plattenguss oder Tierpassage sofort wieder in den früheren Zustand (der Fluktuation) zurück. Auch wurde versucht, die Fluktuante I in II oder III umzuwandeln bezw. aus Kulturen der Fluktuante I durch längeres Stehenlassen einige Individuen von II oder III zu gewinnen, also die gleiche Methode angewendet, bei der Fluktuante I aus dem normalen Typus hervorgegangen war. Auch dies war ohne Erfolg. Es waren höchstens modifizierte Kolonien oder Mutanten der Fluktuante I zu erhalten.

Die Fluktuanten waren also von wesentlich höherer erblicher Konstanz als die anderen Variationen.

Aus der Art der Gewinnung der Fluktuanten ergibt sich, dass zu ihrer Herbeiführung die stärkste Anhäufung der Stoffwechselprodukte notwendig ist, dass sie also durch den stärksten Variationsreiz entstehen; denn sie werden nur aus alten Kulturen des Typus gewonnen, nicht aber wie die modifizierte Form oder die Mutante auch bei Übertragung in kurzen Zwischenräumen.

Entstehungsweise der Fluktuanten. Aus diesem Grunde ist bei den Fluktuanten eine Beobachtung ihrer Entwicklungsstadien wie bei der Modifikation und der Mutation nicht möglich. Denn sie gelangen bei der Aussaat alter Kulturen in der folgenden Kulturgeneration gleich in ihrem Endstadium zur Beobachtung. Deshalb schien es zunächst, dass die Fluktuanten ebenso wie die Mutante unmittelbar, d. h. ohne erblich konstante Zwischenformen aus dem Typus entstehen, was bei der extremen Fluktuante ein fast ebenso großer „Sprung" wäre wie bei der Mutante. Gegen diese Entstehungsweise spricht aber folgendes: Wird von einer Schrägagarkultur des Typus nach einer bestimmten Zeit (10 bis 14 Tage) eine Plattenaussaat gemacht, so erhält man meist allein die Fluktuante I, etwas später Fluktuante II und zuletzt (20 bis 30 Tage) Fluktuante III. Nie wird Fluktuante III vor Fluktuante I oder II erhalten. Da die Ursache der Variation die Anhäufung der Stoffwechselprodukte ist, könnte man die Reihenfolge im Auftreten der Fluktuanten so erklären, dass aus Individuen des normalen Typus bei einer bestimmten Anhäufung der Stoffwechselprodukte die Fluktuante I entsteht, bei stärkerer Fluktuante II und bei stärkster Fluktuante III. Dies wäre möglich, wenn die Entstehung der Varianten allein von der Einwirkung der Stoffwechselprodukte abhängig wäre; doch sind hierbei noch zwei weitere Faktoren beteiligt, welche die obige Annahme unwahrscheinlich machen. Die Stoffwechselprodukte wirken nämlich nicht nur variierend, sondern auch wachstumshemmend; eine Variation bewirken sie aber nur bei denjenigen Individuen, welche im Wachstum begriffen sind, die also trotz der wachstumshemmenden Wirkung der Stoffwechselprodukte noch zur Proliferation gelangen. Im Latenzstadium des Wachstums befindliche Keime werden, wie sich schon wiederholt zeigte, durch die Anhäufung der Stoffwechselprodukte nicht zur Variation gebracht.

Berücksichtigen wir diese für die Enstehung der Varianten maßgebenden Bedingungen, sowie die Zeit, welche für die Bildung der Fluktuanten nötig ist, so folgt zunächst, dass die Fluktuanten unter dem stärksten Einfluss der Stoffwechselprodukte entstehen; denn sie werden in den einzelnen Kulturen später als die anderen Varianten, also zuletzt erhalten. Sie entstehen demnach durch

Proliferation der letzten noch wachsenden Individuen einer Kultur. Dabei kommt zunächst die am wenigsten abweichende Fluktuante I zur Beobachtung. Etwas später, also bei noch stärkerer Variationsursache, entsteht Fluktuante II. Auf Grund des oben gesagten lässt sich jetzt mit größter Wahrscheinlichkeit entscheiden, ob die Fluktuante II unmittelbar aus dem Typus oder aus der Fluktuante I hervorgeht. Entstünde die Fluktuante II unmittelbar aus Individuen des Typus, so müssten diese während einer gewissen Zeit, nämlich so lange, als die Bedingungen für die Bildung der Fluktuante I gegeben waren, ihr Wachstum eingestellt haben. (Sonst müssten sie in die Fluktuante I, zum mindesten in die Mutante oder in die modifizierte Form übergegangen sein. Letztere beiden kommen aber als Vorstufen der Fluktuante II nicht in Betracht, da sie, wie später erwähnt wird, nicht zur Bildung der Fluktuante II befähigt sind.) Etwas später aber, also unter den Bedingungen des stärkeren Varationsreizes, müssten diese Individuen des normalen Typus ihr Wachstum wieder aufgenommen haben und dadurch sprunghaft in Fluktuante II übergegangen sein. Das ist aber nicht wahrscheinlich; denn mit dem stärkeren Variationsreiz hat auch die wachstumshemmende Wirkung der Stoffwechselprodukte zugenommen, und es ist nicht einzusehen, dass Zellen, die aus irgend einer Ursache ihr Wachstum schon einmal eingestellt haben, bei Verstärkung dieser gleichen Ursache ihr Wachstum wieder aufnehmen. Aus diesem Grunde wird eine unmittelbare Entstehung der Fluktuante II und noch mehr der Fluktuante III aus dem Typus unwahrscheinlich. Es bleibt also nur die Möglichkeit übrig, dass die Fluktuante III aus der Fluktuante II und diese aus der Fluktuante I entstanden ist. Es ist auch leicht zu verstehen, dass die gleiche Generationsreihe des normalen Typus, die durch eine den Durchschnitt übertreffende Wachstumsfähigkeit trotz der Einwirkung der Stoffwechselprodukte weiter gewachsen ist, dadurch aber zur Entstehung der Fluktuante I geführt hat, durch weitere Fortsetzung ihres Wachstums in die Fluktuante II und vom Stadium der Fluktuante II aus in die Fluktuante III übergegangen ist. Es wäre dies also eine von Generation zu Generation fortschreitende, quantitativ zunehmende Abänderung, die nicht nur auf Grund des Vergleiches der fertigen Varianten, sondern auch ihrer Genese nach als fluktuierende Variation bezeichnet werden kann.

Zur Stütze dieser Annahme mußte aber bewiesen werden, dass tatsächlich die Fluktuante III aus Fluktuante II und Fluktuante I hervorgehen kann. Es musste also aus Reinkulturen der Fluktuante I und II die Fluktuante III gewonnen werden, denn nur in diesen war ein sprunghaftes Entstehen der extremen Fluktuante aus dem normalen Typus auszuschließen. Es wurden also zunächst die Fluktuante I und II zwei Mauspassagen unterworfen, um sie möglichst

typisch und durch die künstliche Kultivierung nicht irgendwie modifiziert zu erhalten. Dann wurden sie durch Plattenguss in einzelnen Kolonien isoliert und, nachdem sie sich als reine Linie und in den für die Fluktuante I und II typischen Eigenschaften gezeigt hatten, wurde von einer einzeln stehenden Kolonie auf Schrägagar abgeimpft. Wie schon erwähnt, gelingt es nicht, aus Reinkulturen der Fluktuanten I und II lediglich durch Stehenlassen der Kulturen und Anfertigung einer Plattenaussaat nach längeren Zeiträumen noch stärker abweichende Fluktuanten zu gewinnen, wie dies beim Typus der Fall ist. Dies ist auch ohne weiteres verständlich. Denn die Fluktuanten I, II und III entstehen aus dem Typus durch stärkste Einwirkung der vom Typus gebildeten Stoffwechselprodukte. Nun haben aber die Fluktuanten, wie aus ihrem viel weniger üppigen Wachstum hervorgeht, einen gegen den Typus wesentlich reduzierten Stoffwechsel. Wachsen sie also in Reinkultur, so bilden sie weniger Stoffwechselprodukte als der Typus, und dadurch verliert der die Abänderung bewirkende Reiz an Intensität. Ich versuchte deshalb die Wirkung der Stoffwechselprodukte bei den Fluktuanten dadurch zu verstärken, dass ich die im zusammenhängenden Bakterienrasen, also auf dem Schrägagar gewachsenen Kulturen nach verschieden langer Zeit auf einen neuen Schrägagar übertrug und dabei die auf dem ersten Nährboden gebildeten Stoffwechselprodukte (das Kondenswasser des Agars und den ganzen Bakterienrasen) auf den neuen Nährboden brachte. Dies gelang durch Anwendung steriler Glaskapillaren mit aufgesetztem Gummikäppchen ganz leicht. Diese Art der Übertragung wurde bei den Fluktuanten I und II in Serien von 7, 14 und 21 Tagen ausgeführt und vor jeder Übertragung auf einen neuen Nährboden eine Plattenaussaat der vorhergehenden Kultur angelegt, wie schon früher bei Schilderung der Gewinnung der Fluktuanten beschrieben. Schon in der zweiten Kulturgeneration wurden auf diese Weise bei sämtlichen Serien der Flutuante I und II, also bei Übertragung in 7-, 14-, und 21 tägigen Zwischenräumen einzelne Kolonien der Fluktuante III gewonnen. Dass es sich wirklich um Fluktuante III handelte, wurde durch 6 Mauspassagen festgestellt, welche die Fluktuante III nicht in den Ausgangstypus zurückverwandelten, während die zur Kontrolle gleichzeitig Tierpassagen unterworfene jetzt schon fast 3 Jahre lang auf künstlichem Nährboden gezüchtete Mutante des Typus schon in der 5. Tierpassage zurückschlug. Es war also tatsächlich Fluktuante III aus Fluktuante I und II hervorgegangen.

Damit war der Beweis erbracht, dass die Fluktuante III aus den Fluktuanten II und I entstehen kann. Es ist dies aber nicht nur eine Möglichkeit der Entstehungsweise, sondern wohl der regelmäßige Vorgang; nicht nur die obigen Ausführungen über die

Reihenfolge im Auftreten der einzelnen Fluktuanten in der gleichen Kultur machen dies wahrscheinlich, sondern auch die später zu erwähnenden Beobachtungen über die progressive, d. h. umgekehrt gerichtete Fluktuation. Die Fluktuation unterscheidet sich also von der Mutation neben ihrer bedeutend stärker ausgeprägten Erblichkeit besonders dadurch, dass sie durch mehrere für sich konstante Zwischenstadien, d. h. im Laufe mehrerer Generationen zu ihrer Terminalform führt. Hinsichtlich dieser allmählichen Entwicklung zeigt die Fluktuation Übereinstimmung mit den Vorgängen der Modifikation. Die Modifikation führt ebenfalls zu mehreren Varianten verschiedenen Grades der gleichen Abweichung. Auch bei ihr entstehen nie die extremen Varianten durch einen Sprung aus dem Typus, sondern stets aus weniger abweichenden. Bei der Modifikation sind jedoch diese Zwischenstufen nur von sehr geringer erblicher Konstanz; bei der Fluktuation zeigen sowohl die Zwischenstufen als auch die Terminalform die höchste experimentell erzielbare Erblichkeit.

Es folgt hieraus, dass die Bildung einer kontinuierlichen Reihe gleichsinniger Varianten bei verschiedenen Variationsformen vorkommt und an sich noch nicht für den Variationscharakter, also auch für die Erblichkeit bestimmend ist (Plate unterscheidet deshalb somatische und „mutative" Fluktuationen). Auch der morphologische Effekt einer Variation ist nicht maßgebend für den Variationscharakter; denn die Modifikation führt zu den gleichen morphologischen Abänderungen wie die Fluktuation.

Reversionsversuche an den Fluktuanten. Es wurde schon erwähnt, dass die einzelnen Fluktuanten selbst durch den stärksten für die Wiedergewinnung des Typus wirksamen Reiz, nämlich durch Tierpassagen nicht in den Typus zurückverwandelt werden konnten, ja dass die stärker abweichenden Fluktuanten nicht einmal das Stadium der nächsten, weniger abweichenden Form erreichten. Bei Fluktuante I wurden 10, bei Fluktuante II 20, bei Fluktuante III bis jetzt 100 Tierpassagen (Maus) angewendet. Es zeigte sich aber doch eine deutliche Zunahme der Kapselbildung und Virulenz, die zum Teil nach einigen Agarpassagen wieder zurückging, also auf Modifikation beruhte, zum Teil aber doch erblich war. Bei Fluktuante III wurde die Frage, ob durch wiederholte Tierpassagen eine wenn auch nur geringe, aber doch erbliche Annäherung an die Fluktuante II zu erzielen ist, näher untersucht.

Dies ließ sich durch Feststellung der Zunahme von Kapselbildung und Virulenz entscheiden. Die Virulenz stieg bei subl kutaner Infektion (24stündige Bouillonkulturen) folgendermaßen:

| | | | |
|---|---|---|---|
| Fluktuante III vor Tierpassagen | 0,5 | Maus | bleibt am Leben |
| nach 10. Maus | 0,1 | „ | „ „ „ |
| „ 10. „ | 0,2 | Maus | stirbt in 3 Tagen |
| „ 18. „ | 0,1 | „ | „ „ 3 Tagen |
| „ 22. „ | 0,1 | Maus | bleibt am Leben |
| „ 26. „ | 0,1 | Maus | stirbt in 2 Tagen |
| „ 28. „ | 0,1 | „ | „ „ 36 Stunden |
| „ 40. „ | 0,01 | „ | „ „ 48 „ |
| „ 60. „ | 0,01 | „ | „ „ 30 „ |
| „ 80. „ | 0,01 | „ | „ „ 30 „ |
| | 0,000001 | „ | „ „ 4 Tagen. |

Es war also eine erhebliche Zunahme der Virulenz durch Tierpassagen zu erzielen. Diese Zunahme der Virulenz war von einer gleichzeitigen Zunahme der Kapselbildung (Tierkörper) und Schleimbildung (bei künstlicher Kultivierung) begleitet. Doch hatte diese letztere Fähigkeit noch nicht wieder den Grad wie bei Fluktuante II (aus dem Typus isoliert, ohne Tierpassagen) erreicht.

Jetzt wurde versucht, ob die Zunahme der Virulenz eine erbliche war oder ob sie durch Züchtung außerhalb des Tierkörpers wieder zurückging. Die Kultur wurde zu diesem Zweck alle 7 Tage neu auf Agar übertragen und die Virulenz im Laufe der Agarpassagen geprüft, indem von den betreffenden Agarkulturen Bouillonkulturen angelegt und diese nach 24stündigem Wachstum in die Maus verimpft wurden. Die Virulenz war folgende:

| | | | |
|---|---|---|---|
| Nach 80. Maus unmittelbar | 0,000001 | Maus | stirbt in 4 Tagen |
| „ 2. Agarpassage | 0,001 | „ | „ „ 44 Stunden |
| | 0,00001 | Maus | bleibt am Leben |
| „ 5. „ | 0,001 | Maus | stirbt in 52 Stunden |
| | 0,0001 | „ | „ „ 72 „ |
| „ 10. „ | 0,001 | „ | „ „ 72 „ |
| | 0,0001 | Maus | bleibt am Leben |
| „ 15. „ | 0,01 | Maus | stirbt in 72 Stunden |
| | 0,001 | „ | „ „ 11 Tagen |
| „ 20. „ | 0,01 | „ | „ „ 24 Stunden |
| | 0,001 | Maus | bleibt am Leben |
| „ 25. „ | 0,01 | Maus | stirbt in 50 Stunden |
| | 0,001 | „ | „ „ 4 Tagen. |

Es geht also die durch Tierpassagen erreichte Virulenzsteigerung der Fluktuante III durch die künstliche Kultivierung zunächst zurück, bleibt aber von der 15. Agarpassage ab auf einer konstanten Höhe. Die Dosis letalis minima ist 0,001 geworden, also ungefähr 1000mal höher als vor den Tierpassagen, jedoch nicht so hoch wie die Virulenz der Fluktuante II, bei der 0,000001 auch nach beliebig langer künstlicher Kultivierung meist in 48 Stunden tödlich ist. Auch die durch die Tierpassagen erzielte Zunahme der Kapsel- und Schleimbildung der Fluktuante III bleibt trotz der künstlichen Kultivierung auf einem höheren Wert als vor den Tierpassagen. Die Fluktuante III hat sich also durch Anwendung einer großen Reihe von Tierpassagen sehr langsam und allmählich der Fluk-

tuante II genähert, und zwar in erblicher Weise. Es ist dies eine progressive Fluktuation, sie findet allmählich statt. Dies ist ein weiterer Beweis dafür, dass auch die retrogressive Fluktuation stets allmählich vor sich geht.

Bei Fortsetzung der Tierpassagen wäre also zu erwarten, dass die Fluktuante III allmählich das Stadium der Fluktuante II, hierauf das Stadium der Fluktuante I erreicht und schließlich ganz in den Typus zurückgeht.

Wesen der Fluktuation. Vom Wesen der Fluktuation können wir uns auf Grund der sichtbaren Veränderungen und deren Erblichkeit folgende Vorstellung machen. Die zunächst erhaltene Fluktuation war retrogressiv. Sie bestand darin, dass die Fähigkeit der Kapselbildung bei den Fluktuanten in verschiedenem Grade bis zum anscheinend völligen Verschwinden abnahm. Lediglich auf eine Hemmung oder Inaktivierung von Anlagen kann diese Veränderung nicht zurückgeführt werden. Denn wir sahen, dass bei der Modifikation ein erheblicher Grad von Hemmung und bei der Mutation sogar eine völlige Inaktivierung von Anlagen jederzeit durch gewisse Bedingungen rückgängig wird und in die normale Funktion wieder übergeht.

Es könnte sich um eine dauernde Lähmung der betreffenden Anlagen im Sinne einer Schädigung oder „Degeneration" handeln. Es müssten dann bei den drei Fluktuanten je nach dem Grade der Abänderung drei Grade der Degeneration vorliegen, von denen sich jede ganz in der gleichen Ausdehnung der Degeneration weiter vererbt. Dies ist aber sehr unwahrscheinlich. Denn man kann kaum annehmen, dass die Degeneration einer Anlage, wenn sie einmal so hochgradig geworden ist, dass die Anlage trotz bester Bedingungen für ihre Entfaltung kein Anlageprodukt mehr bildet, genau in diesem Grade der Schädigung bei der Proliferation erhalten bleibt und weiter vererbt wird. Diese konstante Vererbung der drei Fluktuanten, auf Grund deren keine Fluktuante in die andere übergeht, spricht gegen eine Veränderung der Anlagen im Sinne einer bloßen Schädigung oder „Degeneration". Denn Degenerationen aus äußeren Gründen gehen unter Wiederherstellung günstiger Bedingungen zurück, Degenerationen aus inneren Gründen haben eine Neigung zur Verstärkung. Ich nehme infolgedessen in Konsequenz mit der Deutung der Modifikation und Mutation an, dass der gleiche variierende Reiz, der bei gelindester Einwirkung eine Hemmung von Erbeinheiten und bei stärkerer eine Inaktivierung veranlasst, bei stärkster Einwirkung zu einer völligen Zerstörung der Anlagen, also zu einer Ausschaltung dieser Anlagen aus der Vererbungssubstanz führt. Theoretisch können wir uns vorstellen, dass diese Anlagen bei der Proliferation so stark geschädigt werden, dass sie sich am Wachstumsvorgang des Idio-

plasmas nicht beteiligen können und so aus dem Gefüge der Vererbungssubstanz verschwinden. Wir nehmen also zur Erklärung des erblichen Verlustes einer sichtbaren Eigenschaft bei der Fluktuation einen wirklichen Verlust der betreffenden Erbeinheiten an.

Dadurch wird es unwahrscheinlich, dass die Fähigkeit der Kapselbildung auf einer einzigen Erbeinheit beruht. Denn es ist nicht vorstellbar, dass eine einzige Erbeinheit zu einem verschiedenen Teile verloren geht. Man müsste diese Erbeinheit dann wieder in einzelne, unabhängig voneinander funktionsfähige Faktoren teilen. Wenn wir aber bei der Vorstellung der Erbeinheit als des kleinsten für eine Eigenschaft maßgebenden Teilchens der Erbsubstanz festhalten, müssen wir in unserem Falle annehmen, dass die in verschiedenem Grade zu Verlust gehende sichtbare Eigenschaft auf mehreren Erbeinheiten beruht. Die völlige Ausbildung der normal entwickelten Kapsel beruht also auf dem Zusammenwirken mehrerer gleichsinniger Faktoren. Die Kapselbildung ist ein polygenes Merkmal, ein „biologisches Radikal".

Die verschiedenen für sich erblich konstanten Stadien der retrogressiven Fluktuation beruhen also darauf, dass je nach dem Grade der Abweichung eine oder mehrere der gleichsinnigen Erbeinheiten verloren gehen. Nur durch diese Annahme lässt sich m. E. die erbliche Konstanz der verschiedenen Stadien begreifen. Besonders klar wird dies durch das Verhalten der einzelnen Fluktuanten bei weiteren Variabilitätsversuchen und durch den Gegensatz der Fluktuation zu den anderen Formen der Variabilität, besonders der Mutation. Hierbei werden die gleichsinnigen Erbeinheiten in ihrer Gesamtheit gleichzeitig verändert. Das biologische Radikal wird im vollen Umfange latent bezw. aktiv. Dadurch erklärt sich der große Unterschied, der „Sprung", welcher vom normalen Typus zur Mutante führt, gegenüber den schrittweisen Veränderungen, welche die Fluktuation bewirkt.

Der Entstehungsmechanismus der Fluktuation wäre also folgendermaßen zu denken: Wächst eine Generationsreihe des normalen Typus unter dem schon sehr gesteigerten Einfluss der Stoffwechselprodukte weiter, so geht zunächst eine gewisse geringe Anzahl von Erbeinheiten zu Verlust. Dabei entsteht die Fluktuante I, welche für sich konstant bleibt, wenn sie in diesem Zustand isoliert und in Reinkultur, also nicht unter dem Einfluss der Stoffwechselprodukte des Typus, fortgezüchtet wird. Geht aber ihr Wachstum in der alten vom Typus angelegten Kultur noch weiter, so werden durch Fortdauer und vielleicht sogar Verstärkung des Variationsreizes noch weitere Erbeinheiten zu Verlust gebracht, wodurch die Fluktuante II entsteht. Diese ist, wenn sie jetzt isoliert wird, ebenfalls in dem erreichten Stadium konstant. Gelangt sie jedoch

in der alten Kultur zur weiteren Proliferation, so entsteht durch einen weiteren Verlust von Erbeinheiten die Fluktuante III. Diese ist die Terminalform der Fluktuation.

Wenn wir die retrogressive Fluktuation auf einen Verlust von Erbeinheiten zurückführen, so müssen wir annehmen, dass bei der Reversion der Fluktuanten, auch wenn sie nur zu einer Annäherung der extremen Fluktuante an die Fluktuante II durchgeführt wurde, die vordem zu Verlust gegangenen Erbeinheiten teilweise und allmählich wiedergewonnen werden. Denn diese progressive Veränderung war ebenso erblich wie retrogressive Fluktuation. Die progressive Fluktuation bringt also den Gewinn neuer, vererbbarer Eigenschaften mit sich und ist experimentell zu beobachten.

Diese Annahme erscheint auf Grund dessen, was wir über die Vererbung erworbener Eigenschaften vorausgesetzt haben, als möglich. Die Erwerbung einer neuen Eigenschaft hat als Ursache eine innere Fähigkeit des Idioplasmas. Diese Fähigkeit ist in unserem Falle gegeben; denn sonst könnte sich ja das Schleimbildungsvermögen nicht beim Typus finden. Der progressiv wirkende Reiz ist durch den Aufenthalt im Tierkörper gegeben. Er führt dazu, dass das Idioplasma auf Grund seiner derzeitigen Struktur die neue Erbeinheit bildet, ebenso wie er die Reaktion der schon entwickelten Erbeinheit veranlasst. Denn es ist anzunehmen, dass „die einzelnen Organe (hier das Viskoplasma) durch Reize, auf welche sie zu reagieren eingerichtet sind, auch in das Leben gerufen werden“ (O. Hertwig, 5). Ist man also imstande, den für die Entstehung bestimmter Anlagen adäquaten Reiz lange genug einwirken zu lassen, so kann man bei gegebener Fähigkeit des Idioplasmas diese Anlagen zu bilden, eine progressive Fluktuation, d. h. eine Erwerbung vererbbarer Eigenschaften erzielen. Unseren Befunden nach zu schließen geht dies allerdings äußerst langsam vor sich, selbst wenn es sich um die Bildung von Erbeinheiten handelt, welche schon einmal vorhanden waren.

Obwohl die retrogressive Fluktuation die anderen Variationen an Erblichkeit weit übertraf und obwohl die extreme Fluktuante durch lange Einwirkung des progressiven Reizes nicht in den Typus zurückverwandelt werden konnte, war die Fluktuation doch nicht absolut erblich. Dies ist aber von keiner Variationsform, auch nicht von der artbildenden, zu verlangen: denn eine absolute Beständigkeit des Artbildes existiert bei keiner Art. Infolgedessen spricht nichts gegen die Annahme, dass die Fluktuation als artbildende Variationsform in Betracht kommt.

Die Benennung „Fluktuation“ rechtfertigt sich zum Teil durch Anschauungen und Beobachtungen, welche schon von Darwin herrühren, zum Teil durch Ergebnisse der modernen Erblichkeitsforschung. Fluktuierende Variabilität wird jetzt gewöhnlich jede

Variabilität genannt, welche zwischen normalem Typus und extremer Variante kontinuierliche Reihen von Übergängen, Zwischenformen bildet. Man versteht darunter im allgemeinen die Erscheinung, dass die Individuen einer reinen Linie in der gleichen Generation sich nie ganz gleich sind, sondern in ihren Eigenschaften um einen bestimmten Mittelwert schwanken. Hierher gehören die schon erwähnten Plus- und Minusvarianten. Diese fluktuierende Variabilität ist jedoch nicht erblich. Es gelingt nicht durch Selektion von Plus- und Minusvarianten eine erblich veränderte Rasse zu gewinnen (Johannsen). Ich möchte deshalb diese Form der Variabilität in Anknüpfung an de Vries „individuelle Variabilität" nennen und die Bezeichnung Fluktuation für die oben beschriebene Variationsform anwenden, welche ebenfalls in kontinuierlichen Reihen stattfindet, aber erblich ist. Den Begriff des Erblichen hat schon Darwin mit der Fluktuation verbunden. Es erscheint mir auf Grund meiner Resultate als begründet, den von Darwin geschaffenen Begriff der Fluktuation wieder zur Geltung zu bringen, und zwar in seiner ursprünglichen Bedeutung.

Als charakteristische Merkmale der Fluktuation wurden demnach experimentell festgestellt: der außerordentlich hohe Grad von Erblichkeit (Reversion nur durch sehr lange fortgesetzte Einwirkung des progressiv wirkenden Reizes möglich) und die allmähliche Entwicklung der Terminalform unter Bildung einer kontinuierlichen Reihe erblicher Zwischenstufen.

## Über die Beziehungen der einzelnen Variationsformen zueinander.

Die Beständigkeit der verschiedenen erblichen Varianten wird besonders deutlich, wenn man sie weiterhin auf Variabilität prüft. Der Reiz, welcher zur Entstehung der Varianten führt, erleidet, sobald die Varianten einmal in Reinkultur gewonnen sind und auf die gleiche Weise wie der normale Typus fortgezüchtet werden, eine Veränderung seiner Intensität: denn die Varianten haben sämtlich einen gegen den normalen Typus reduzierten Stoffwechsel, was sich durch die Abnahme der Schleimbildung bemerkbar macht. Dadurch verliert der Reiz für eine weitergehende Veränderung der Varianten an Intensität. Unter diesem Gesichtspunkt wird das Verhalten der isolierten Varianten gegenüber Variabilitätsversuchen verständlich.

Die modifizierte Form wächst viel weniger üppig als der Typus. Weitaus die Mehrzahl der Individuen bildet keine Kapsel mehr. Aus ihr lassen sich keine Mutanten oder Fluktuanten gewinnen; auch bei beliebig langem Stehenlassen der Kulturen werden immer nur wieder modifizierte Kolonien erhalten. Die Gewinnung von Mutanten und Fluktuanten ist erst dann wieder möglich, wenn

durch Plattenguss oder Tierpassagen der normale Typus wieder gewonnen wird. So erklärt sich die auch von anderen Autoren, besonders Baerthlein, beobachtete Tatsache, dass die pathogenen Bakterien gerade in den kurz den Tierpassagen folgenden Kulturen besonders leicht mutieren.

Die Fluktuanten I, II und III zeigen in gleicher Reihenfolge eine zunehmende Reduktion des Stoffwechsels und der Schleimbildung. Sie sind, wie schon erwähnt, nicht mehr imstande, durch Anhäufung ihrer Stoffwechselprodukte auf gleiche Weise wie der Typus Fluktuanten abzuspalten. Für die Entstehung von Mutanten genügen dagegen die von Fluktuanten I und II gebildeten Stoffwechselprodukte. Die Fluktuanten I und II sind imstande, unter den gleichen Kulturbedingungen wie der normale Typus Mutanten zu bilden, die sich morphologisch nicht von der Mutante des normalen Typus unterscheiden. Fluktuante III dagegen bildet keine Mutanten mehr. Erst wenn sie sich durch 80 Tierpassagen der Fluktuante II genähert und das Vermögen der Schleimbildung in gewissem Grade wiedergewonnen hat, ist sie zur Bildung von Mutanten befähigt. Die Mutanten der Fluktuanten zeigen die gleichen Eigenschaften hinsichtlich der Vererbung und des Rückschlags wie die Mutanten des normalen Typus. Beim Rückschlag entstehen wieder die entsprechenden Fluktuanten, ein weiterer Beweis für die erbliche Konstanz der einzelnen Fluktuanten. Zur Modifikation, welche durch die geringste Einwirkung der Stoffwechselprodukte herbeigeführt wird, sind sämtliche drei Fluktuanten befähigt. Die Modifikation zeigt sich darin, dass jede Fluktuante bei fortgesetzter künstlicher Kultivierung (Schrägagar) allmählich immer schmalere Kapseln bildet bis zu einem für jede Fluktuante bestimmten Minimalwert. Bei Fluktuante III ist dann gar keine Schleimhülle mehr vorhanden, nur breites Ektoplasma. Durch Tierpassagen wird sofort der für jede Fluktuante charakteristische Maximalwert der Kapselbildung wieder erreicht, ebenso wie bei der modifizierten Form des Typus.

Die stärkste Reduktion des Stoffwechsels weist die Mutante auf. Bei ihr ist also der für eine weitere Variation in Betracht kommende Reiz am geringsten, und so wird es verständlich, dass die Mutante keine weiteren Variationsformen abspaltet, ja dass sie in alten Kulturen spontan in den Typus zurückschlägt. Nur zur Modifikation ist die Mutante befähigt. Das Ektoplasma nimmt bei sehr langer Kultivierung auf dem Schrägagar bis zum fast völligen Verschwinden ab und umgekehrt durch Tierpassagen (bevor der Rückschlag eintritt) zum ursprünglichen Wert wieder zu

## Die arterhaltende Bedeutung („Zweckmäßigkeit") der Variationen.

Sowohl die progressiven als die retrogressiven Variationen erweisen sich als nützlich für die Erhaltung der Art.

Die progressiven Variationen führten dazu, dass die schleimhüllenlosen Varianten beim Aufenthalt im Tierkörper ihre Schleimhüllen wieder bildeten. Durch die Schleimhüllen sind die Bazillen gegen die bakteriziden Kräfte des Tierkörpers geschützt; denn die Varianten, welche keine Schleimhüllen besitzen, gehen im Tierkörper zugrunde, wenn nicht, wie bei den Reversionsversuchen, enorme Mengen zur Infektion benützt werden. Wir müssen auch annehmen, dass die Eigenschaft, beim Aufenthalt im Tierkörper sehr rasch die Schleimhülle zu bilden, phylogenetisch durch Anpassung an die bakteriziden Substanzen des Tierkörpers entstanden ist (vermutlich zunächst durch Anpassung an den toten Tierkörper, der geringere bakterizide Eigenschaften hat). Die Bildung der Schleimhüllen beim Aufenthalt im Tierkörper erscheint demnach als „zweckmäßig" und manche Autoren haben sich zu der Annahme verleiten lassen, dass die Schleimhüllen aus Gründen der Zweckmäßigkeit von den Bazillen gebildet würden, um sich gegen die bakteriziden Substanzen zu schützen.

Auch die retrogressiven Variationen erscheinen „zweckmäßig". Denn sie treten durch die Bedingungen der künstlichen Kultivierung ein und zwar durch die Anhäufung der Stoffwechselprodukte. Sie führen zu einer Reduktion des Stoffwechsels und bewirken, dass die retrogressiven Varianten unter den gleichen Bedingungen der künstlichen Kultivierung länger lebensfähig sind als der Typus.

Trotzdem darf als Ursache der Variationen nicht die Zweckmäßigkeit angenommen werden. Zweckmäßigkeit als Ursache, als „energetisches Prinzip" eines Vorgangs ist nur denkbar, wenn der Vorgang in seinem Ablauf beeinflusst wird durch eine von dem materiellen Substrat des Vorgangs unabhängige, also exogene Kraft. Für eine derartige „zweckmäßige" Beeinflussung ist es charakteristisch, dass der Vorgang auf Grund einer Erfahrung zu einem gewollten Ende geführt wird. Dies setzt das Wirken eines erinnerungsfähigen und zielbewussten Wesens voraus, welches außerhalb der Materie des Vorgangs steht.

Die Ursache der Variationen dagegen ist eine endogene, wie schon bei der Frage nach der Erwerbung erblicher Eigenschaften erwähnt: nämlich das Idioplasma mit der ihm innewohnenden Fähigkeit, auf äußere und innere Reize zu reagieren und diese Reaktionen unter Umständen erblich zu fixieren. Will man aber dennoch die Zweckmäßigkeit mit der Erklärung des Variationsvorgangs verbinden, so kann man mit einer gewissen Willkür Variationen dann zweckmäßig nennen, wenn sie arterhaltende Wirkung haben. Dann

ist jedoch „Zweckmäßigkeit“ kein absolut vorhandener Faktor, sondern ein vom Beobachter dem Vorgang untergeschobener subjektiver Begriff. Diese Zweckmäßigkeit zeigt sich darin, dass der Folgezustand einer Variation gegenüber dem veranlassenden Reiz für das Leben der Art irgendwie förderlich ist. Hieraus ergibt sich, dass die „Zweckmäßigkeit“ einer Variation ein Begriff ist, der erst von dem Augenblick an existieren und mit dem Variationsvorgang verbunden werden kann, in dem der Folgezustand der Variation fertig ausgebildet und zu den umgebenden Reizen in Beziehung getreten ist. Wie soll also die Zweckmäßigkeit imstande sein, die vorausgehenden Phasen des Vorgangs zu beeinflussen und als Ursache auf den Verlauf des Vorgangs einzuwirken, bevor sie selber vorhanden ist!? Bei Variationen ist also die Zweckmäßigkeit erst der Folgezustand, eine Begleiterscheinung des Vorgangs, aber keinesfalls dessen Ursache.

Weit mehr als die bloße Logik zwingt uns die Berücksichtigung der Tatsachen zu der Erkenntnis, dass die Zweckmäßigkeit als Ursache der Variationen nicht in Betracht kommen kann. Denn nur ein Teil der Variationen erwies sich bei dem Entwicklungsprozess der Arten und erweist sich auch heute noch als „zweckmäßig“, ein anderer Teil nicht. Dieser wird durch den Kampf ums Dasein ausgeschaltet. Das Überwiegen der zweckmäßigen Reaktionen, wie es sich unserer jetzigen Beobachtung zeigt, ist also die Folge der Selektion.

Die Tatsache, dass die Reaktionen des Idioplasmas auf äußere Reize meist arterhaltende Wirkung haben, ist demnach nicht auf einen bewussten Zweck der Arterhaltung zurückzuführen. Die „Zweckmäßigkeit“ in den Reaktionen des Idioplasmas muss vielmehr als notwendige Voraussetzung für die Existenz der lebenden Substanz gelten. Ohne diese Eigenschaft wäre die lebende Substanz, wenn sie überhaupt entstanden wäre, schon längst wieder ausgestorben.

Von diesem Standpunkt aus lässt sich das Vorkommen der schleimbildenden Form des Friedländer-Bazillus als pathogener Rasse dadurch erklären, dass nur sie im Tierkörper lebensfähig ist und zwar auf Grund der inneren Fähigkeit, auf den Reiz der bakteriziden Substanzen die Schleimhüllen zu bilden[2]). Die übrigen Rassen gehen dagegen beim Aufenthalt im Tierkörper zugrunde.

Andererseits ist die anscheinend so zweckmäßige retrogressive Variation mit einem sehr unzweckmäßigen Vorgang kombiniert.

2) Die Virulenz ist hauptsächlich durch die Schleimhüllen bedingt und zwar in unspezifischer Weise. Sie ist jedoch in gewissem Grade auch von artspezifischen Eigenschaften des Endo- und Ektoplasmas abhängig. Diese genügen aber nicht dazu, um dem Bakterium selbst für die empfänglicheren Tierarten eine in Betracht kommende Pathogenität zu verleihen. (Näheres hierüber vgl. Toenniessen, Centralbl. f. Bakt. Bd. 73, p. 272.)

Denn die retrogressiven Varianten entstehen in einem Stadium der Kultur, in dem es schon zu einer beträchtlichen Anhäufung der Stoffwechselprodukte gekommen ist. Sie werden also im Zustand des Wachstums von der schädlichen Wirkung der Stoffwechselprodukte betroffen und gehen, wie Versuche ergeben haben, in der gleichen Kultur viel eher zugrunde als die ältesten Individuen, die zur Zeit der Anhäufung der Stoffwechselprodukte schon im Latenzstadium des Wachstums sich befinden. Nur wenn die retrogressiven Varianten nicht zu lange Zeit nach ihrer Entstehung isoliert werden und in Reinkulturen weiter wachsen, sind sie bei künstlicher Kultivierung länger existenzfähig als der Typus.

## Zusammenfassung.

Die den Versuchen zugrunde gelegte „reine Linie" war ein Stamm des Friedländer'schen Pneumonie-Bazillus. Die Erscheinungen der Variabilität und Vererbung wurden an einer Eigenschaft biochemischer Natur, nämlich dem Schleimbildungsvermögen, beobachtet.

Die natürlichen Existenzbedingungen, welche den Phaenotypus unverändert erhalten, sind durch den Aufenthalt im Tierkörper gegeben, als abändernder Reiz wurden die bei der künstlichen Kultivierung sich anhäufenden Stoffwechselprodukte verwendet. Die durch die Einwirkung der Stoffwechselprodukte erzielten Variationen waren retrogressiv, d. h. sie bestanden in einer Abnahme sichtbarer Eigenschaften und sind zurückzuführen auf eine Beeinflussung von Stoffwechselfunktionen durch Anhäufung von Stoffwechselprodukten. Der Aufenthalt im Tierkörper wirkte im entgegengesetzten Sinne, d. h. als progressiver Reiz.

Die Vererbung des unveränderten Phaenotypus fand nicht nur unter ständiger Einwirkung des progressiv wirkenden Reizes, sondern auch bei künstlicher Kultivierung statt, wenn nur eine zu intensive Einwirkung des retrogressiv wirkenden Reizes vermieden wurde. Dadurch war die Vererbung auf das Beharrungsvermögen der Erbeinheiten zurückgeführt.

Die Variabilität zeigte sich in drei verschiedenen Variationsformen, die je nach Intensität und Dauer des abändernden Reizes eintraten. Der Variationscharakter ließ sich sehr scharf durch Vererbungsversuche bestimmen, indem die Kultivierung unter Wegfall der abändernden Bedingungen und durch Einwirkung des progressiv wirkenden Reizes fortgesetzt wurde. Die Variationen wurden durch Züchtung der Bakterien in Massenkulturen (hauptsächlich Schrägagar) herbeigeführt und die Varianten aus den Massenkulturen durch das Plattengussverfahren isoliert.

Die verschiedenen Variationsformen waren:

1. Die Modifikation. Durch gelindeste Einwirkung der Stoffwechselprodukte geht das Schleimbildungsvermögen im Laufe

mehrerer Generationen allmählich zurück, bis zum völligen Verschwinden bei den extrem modifizierten Individuen. Die meisten Individuen der Massenkulturen wurden von der Veränderung betroffen. Durch Tierpassagen stellt sich das Schleimbildungsvermögen sofort, beim Wachstum in isolierten Kolonien allmählich wieder in normalem Umfang ein. Die Modifikation beruht auf einer Hemmung von Anlagen, die sich schon bei Wegfall des Variationsreizes wieder normal entfalten.

2. Die Mutation. Durch stärkere Einwirkung der Stoffwechselprodukte geht das Schleimbildungsvermögen plötzlich ganz verloren und zwar nur bei einem geringen Teil der Individuen der Massenkulturen. Diese Veränderung vollzieht sich im Laufe einer Generation, also „sprunghaft". Sie ist bei der üblichen Art der Übertragung erblich, schlägt aber durch Tierpassagen (allerdings schwerer als die Modifikation) und auch durch Aussaat alter Kulturen wieder in den Ausgangstypus zurück. Bei der Mutation handelt es sich um einen Valenzwechsel von Erbeinheiten. Die retrogressive Mutation beruht auf dem Inaktivwerden von Anlagen, der Rückschlag, d. h. die progressive Mutation auf dem Aktivwerden latenter Anlagen.

3. Die Fluktuation. Durch stärkste Einwirkung der Stoffwechselprodukte entstehen mehrere Varianten, die sich immer nur in sehr spärlicher Zahl in den Massenkulturen finden. Nach dem Grade ihrer Abweichung bilden sie eine kontinuierliche Reihe. Es wurden drei Fluktuanten isoliert. Es ließ sich zeigen, dass die extremen Fluktuanten nicht unmittelbar aus dem Typus, durch einen „Sprung" wie die Mutanten entstehen, sondern durch eine allmähliche, im Laufe vieler Generationen zunehmende Abänderung, die zu erblichen Zwischenformen führt.

Die Fluktuation zeigt von den erzielten Variationsformen den weitaus höchsten Grad von Erblichkeit. Selbst durch eine große Reihe von Tierpassagen (100) ließ sich keine Reversion der Fluktuante III in den Typus erzielen, doch trat hierbei eine stetig zunehmende (also ebenso allmählich wie die retrogressive Fluktuation verlaufende) und zwar erbliche Wiederannäherung der extremen Fluktuante an die Fluktuante II ein. Es ist infolgedessen wahrscheinlich, dass bei Fortsetzung der Tierpassagen sogar völlige Rückkehr in den Typus zu erzielen ist.

Die retrogressive Fluktuation führt wahrscheinlich zu einem Verlust, die progressive dementsprechend zu einem Gewinn von Erbeinheiten. Die Fluktuation kommt als artbildende Variationsform in Betracht, während die Modifikation und Mutation nicht zur Überschreitung der Artgrenzen führen.

Fig. I.

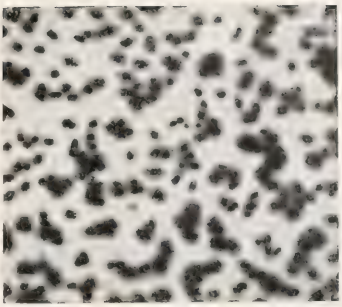


Fig. II.

Fig. III.

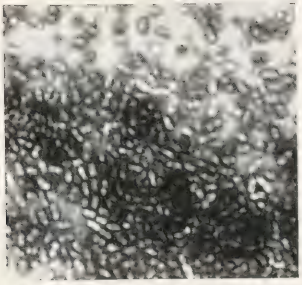


Fig. V.

Fig. IV.

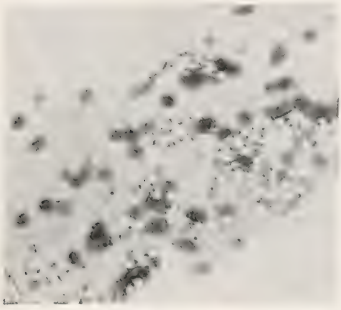


Fig. VI.

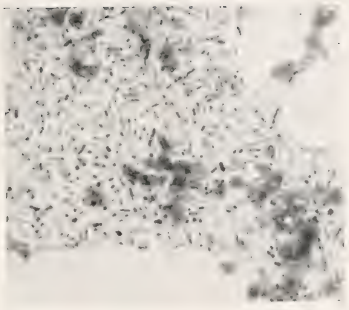


Fig. VII.

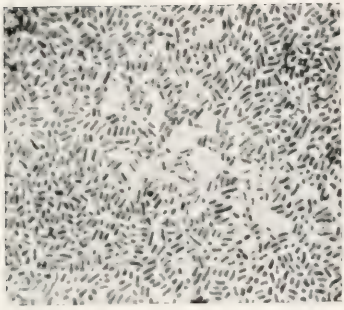


Fig. VIII.

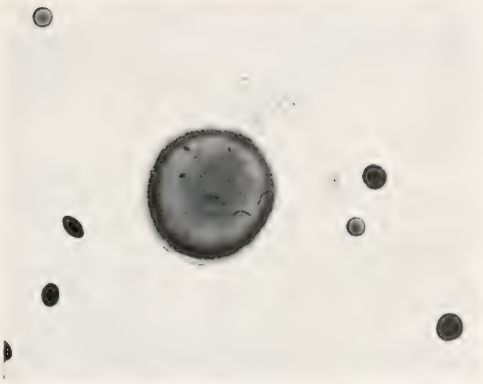


Fig. IX.

Fig. X.

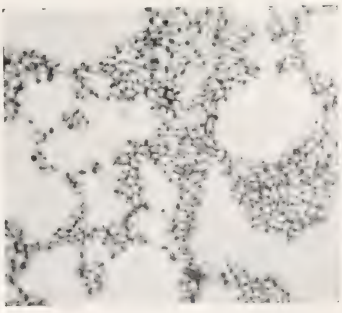


Fig. XI.

## Literatur.

### Vererbungs- und Variabilitätsforschung:

1. Darwin, Die Entstehung der Arten. 1859.
2. Haeckel, Generelle Morphologie. 1866.
3. — , Natürliche Schöpfungsgeschichte. 1889.
4. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.
5. Hertwig, Oskar, Allgemeine Biologie. 1912.
6. Hertwig, Richard, Lehrbuch der Zoologie. 1912.
7. Weismann, Vorlesungen über Deszendenztheorie. 1913.
8. Plate, Vererbungslehre. 1913.
9. — , Selektionsprinzip. 1913.
10. — , Leitfaden der Deszendenztheorie. 1913.
11. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 1913.
12. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 1911.
13. Roux, Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge. 1913.
14. Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft. 1913.
15. Haecker, Allgemeine Vererbungslehre. 1912.

### Bakteriologie.

Aus der großen Zahl der Originalarbeiten über die Variabilitätserscheinungen sind nur die genannt, welche zu meinen Befunden in unmittelbarer Beziehung stehen.

16. Koch, Untersuchungen über die Ätiologie der Wundinfektionskrankheiten. 1878.
17. Hauser, Über Fäulnisbakterien 1885.
18. Kruse, Ztschr. für Hyg. 1891.
19. Neisser und Massini, Arch. f. Hyg. 1907.
20. Beijerinck, Mutation bei Mikroben (Folia microbiol. 1912).
21. Baerthlein, Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte 1912 und die dort citierten Arbeiten des gleichen Verf.
22. — , Centralbl. f. Bakt. Abt. I, Ref. Bd. 57 (7. Tagung der freien Vereinig. f. Mikrobiol. Berlin 1913).
23. Eisenberg, Centralbl. f. Bakt. Abt. I Orig. Bd. 63 u. 66.
24. Wilde, Über den *Bacillus pneumoniae* Friedländers (Diss.). Bonn 1896.
25. Toenniessen, Centralbl. f. Bakt. Abt. I Orig. Bd. 69, 73 und 75.
26. Mazzetti, Centralbl. f. Bakt. Abt. I Orig. Bd. 68.
27. Swellengrebel, Arch. f. Protistenk. Bd. 31 1913.

### Zusammenfassende Werke.

28. Pringsheim, Die Variabilität niederer Organismen. 1910. Hier ausführliche Literaturangaben über die Einzelbefunde.
29. Heim, Lehrbuch der Bakteriologie. 4. Aufl.
30. Gotschlich, Kolle-Wassermann's Handbuch. 2. Aufl. Bd. 1, 1912.
31. Kruse, Allgemeine Mikrobiologie. 1910.

## Photogramme.

Die Bilder habe ich im Einverständnis mit dem Verlag Gustav Fischer in Jena meiner Originalarbeit im Centralblatt für Bakteriologie Orig. Bd. 73 entnommen. Ich sage dem Verlag für dieses Entgegenkommen meinen besten Dank. Für die Anfertigung der Mikrophotogramme bin ich Herrn Prof. Heim zu Dank verpflichtet.

Fig. 1. Normaler Phaenotypus in Tusche aufgeschwemmt. Man sieht deutlich die Zusammensetzung des Bazillus aus Endo- und Ektoplasma sowie die Schleimhülle.

Fig. 2. Agarkultur des phaenotypisch normalen Bazillus, auf dem Objektträger ausgestrichen, durch Hitze fixiert und mit Methylenblau gefärbt. Sämtliche Individuen erscheinen in gleicher Weise in die Schleimsubstanz eingebettet.

Fig. 3 Agarkolonie (Gussplatte), phaenotypisch normal, 4 Tage alt (war 24 Stunden bei 37°, 3 Tage bei 15° C. gewachsen). 7fache Vergrößerung. Die Kolonie zeigt nur eine Spur von Radiärstreifung.

Fig. 4. Zwei modifizierte Kolonien, 8fach vergrößert. Deutliche Radiärstreifung. Die dunkler erscheinende Kolonie ist stärker, die hellere in mittlerem Grade modifiziert. Die konfluierende Partie ist homogen und enthält nur Individuen, die in den Typus zurückgeschlagen sind.

Fig. 5. Ausstrichpräparat einer modifizierten Kolonie (Hitzefixation, Methylenblaufärbung). Die Individuen erscheinen je nach Menge der gebildeten Kapselsubstanz heller oder dunkler.

Fig. 6. Nicht zum Abschluss gekommene Mutation. Die mutierenden Individuen erscheinen als helle Gebilde, da sie keine Schleimhüllen bilden.

Fig. 7. Die Mutation vollendet. Neben den normal gebliebenen Bazillen schlanke Stäbchen, die Mutanten.

Fig. 8. Reinkultur der Mutante.

Fig. 9. Kolonie der Mutante, 4 Tage alt, 7fach vergrößert. Keine Radiärstreifung. Die kleinen Kolonien sind tiefliegende.

Fig. 10. Kolonie der Fluktuante III. 4 Tage alt, 7fach vergrößert. Keine Radiärstreifung.

Fig. 11. Fluktuante III (Hitzefixation, Methylenblaufärbung). Die Schleimhüllen fehlen, das Endoplasma ist unverändert geblieben. Die Bazillen liegen als plumpe, fast farblose, säckchenförmige Gebilde eng aneinander. In ihrem Innern zeigen sie besonders deutlich die zu kugeligen oder ovalen Formen geschrumpfte Chromatinsubstanz.

## Eugen Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie.

3. umgearbeitete Auflage von E. Warming und P. Graebner. 1. Lief. Oktav. 80 S., 42 Abb. Berlin 1914. Gebr. Borntraeger.

20 Jahre ist es her, seit die erste Auflage von Warming's Ökologischer Pflanzengeographie es zum ersten Male unternahm, die Verteilung der Pflanzen auf der Erde, die gemeinsamen Züge der Pflanzengenossenschaften und die Grenzen ihrer Verbreitung mit Hilfe der schon reich ausgebildeten ökologischen Forschung zu erklären. Seitdem ist die zuerst mit Hilfe weniger geeigneter Versuchspflanzen entstandene Physiologie auf eine breitere Grundlage gestellt worden, und auch die Anatomie begnügt sich nicht mehr damit, Grundtypen aufzustellen, sondern vergleicht den Bau verschiedener Pflanzen und selbst derselben Art unter verschiedenen Bedingungen. Damit ist ein Material geschaffen worden, das der Pflanzengeographie zugute kommen muss. Diese umgekehrt bietet der physiologischen Ökologie, der Wissenschaft der Gegenwart und Zukunft reichliche Fragestellungen. Denn nur dadurch, dass die durch bloße Beobachtung gewonnenen Deutungen der Zusammenhänge zwischen Bau und Aufgabe der Teile im Versuch erhärtet werden, gewinnt das Ganze die genügende Sicherheit, um weiter darauf zu bauen, und wird der Blick des Forschers so geschärft, dass er nicht an oberflächlichen Deutungen hängen bleibt. Es sei hier nur an zwei Beispiele von sehr vielen, den Laubwechsel und die Ameisenpflanzen erinnert, die deutlich zeigen, wie wichtig der Versuch auch für pflanzengeographische Fragen ist.

Die neue Auflage des Warming'schen Werkes ist mit zahlreichen, sehr guten Abbildungen versehen, die bisher fehlten und eine wertvolle Bereicherung darstellen.

Der Text hat die alte Anordnung beibehalten, ist aber überall ergänzt worden. Die vorliegende Lieferung enthält die Schilderung der ökologischen Faktoren, Licht, Wärme, Feuchtigkeit u. s. f. in ihrer Wirkung auf Pflanzenleben und Pflanzengestalt. Die Darstellung ist natürlich sehr gedrängt, aber klar. Bei größerer Breite wäre ja aus diesem Teil schon ein ganzes Handbuch der ökologischen Physiologie geworden. Die Auswahl der Tatsachen ist manchmal etwas willkürlich, im ganzen aber glücklich. Nach Erscheinen der übrigen Lieferungen kommen wir auf das Werk zurück.

**E. G. Pringsheim.**

---

## H. v. Buttel-Reepen. Leben und Wesen der Bienen.

Mit 60 Abbildungen und einer Tabelle. Braunschweig 1915. Vieweg u. Sohn.

Das Leben der Bienen ist bereits des öfteren monographisch dargestellt worden. Manche von diesen Darstellungen aber machen schon von vornherein keinen Anspruch auf Wissenschaftlichkeit — ich erinnere nur an Maeterlinck's „wundervollen Bienenroman", wie ihn v. Buttel-Reepen nennt —, andere sind im wesentlichen für die Imker bestimmt, und auch in diesen findet sich häufig genug Wahrheit und Dichtung in buntem Gemisch. In so kritischer Weise wie in dem vorliegenden Werke v. Buttel-Reepen's ist indessen das Thema wohl bisher überhaupt noch nicht behandelt worden. Es dürfte aber auch unter den heute lebenden Bienenforschern wohl kaum einer gefunden werden, der geeignet wäre, in ähnlicher Weise wie der Verf. in der umfangreichen Literatur, die sich mit der Biene befasst, die Spreu vom Weizen zu sondern. v. Buttel-Reepen kennt nicht nur die gesamte Literatur wie kein zweiter, er beschäftigt sich auch selbst seit vielen Jahren mit den verschiedensten Problemen dieses Gebietes, so dass er so ziemlich in jedem Kapitel seines Werkes sein Urteil auf eigene Untersuchungen gründen kann.

Entsprechend dem Titel zerfällt das Buch in zwei Teile. Der erste ist dem „Leben der Bienen" gewidmet, der zweite handelt vom „Wesen der Bienen". Einen kurzen systematischen Überblick über die Gattung *Apis* schickt der Verf. dem ersten Kapitel voraus. Wenn er trotz Prioritätsgesetz die richtigere Bezeichnung *Apis mellifica* — anstatt der älteren falschen *A. mellifera* — wählt, so wird man ihm wohl ziemlich allgemein zustimmen.

„Die Urheimat der Bienen" behandelt das erste Kapitel. Da unsere Kenntnisse über fossile Bienen verhältnismäßig gering sind, so sind wir hier natürlich vielfach auf Vermutungen angewiesen. In Zentraleuropa sieht der Verf. die Heimat der verschiedenen Bienengeschlechter, die sich vermutlich in der Kreide von den Grabwespen abgezweigt haben. In der Kreide dürfen wir wohl auch den Beginn primitiver Staatenbildung bei den Apiden ver-

muten. Einen eingehenden Überblick über die heutige Verbreitung der verschiedenen Varietäten der Honigbiene und ihrer nächsten Verwandten gewährt das nächste Kapitel. Da die meisten Bienenrassen in den verschiedensten Ländern vielfach vermischt worden sind, haben wir mancherorts heutzutage kaum noch reine Varietäten, und wer einmal die Honigbiene zu Variations- und Vererbungsstudien benutzt, darf diese Tatsache nicht außer acht lassen. Ihm wird die Zusammenstellung v. Buttel-Reepen's ein wertvoller Wegweiser sein.

Ganz kurz werden dann die verschiedenen Kasten im Bienenstaat und die wichtigsten Stadien der Entwickelung des Embryos geschildert.

Über das vielerörterte Problem der Fortpflanzung der Honigbiene wird im vierten Kapitel eine gedrängte Übersicht gegeben, denn „es würde wohl ein Buch für sich bedeuten, wollte man die Geschichte der Parthenogenesis, der ‚jungfräulichen Zeugung' bei der Honigbiene nur einigermaßen ausführlich schildern, es würde zugleich eine Geschichte menschlicher Irrungen, Wirrungen und laienhafter fixer Ideen sein, eine Schilderung der sonderbarsten leidenschaftlichsten Kämpfe, und schließlich ein Abklingen in Weltanschauungsfragen . . ." Es kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Dzierzon'sche Theorie zu Recht besteht. Zahlreiche biologische Beobachtungen und zytologische Untersuchungen berechtigen uns zu dieser Behauptung. Nach v. Buttel-Reepen's Ansicht gründet sich „die ganze Staatenbildung auf dem Vorhandensein einer parthenogenetischen Zeugung." Der weiteren Aufklärung bedürfen jedoch noch einige Beobachtungen über die Vererbung bei der Honigbiene, so z. B. die Beobachtung des Verf., dass bei einer bestimmten Kreuzung zweier Bienenrassen die Königin im ersten Jahre zwar Arbeiterinnen erzeugt, die offensichtlich Bastarde sind, während im nächsten und in den folgenden Jahren ihre Nachkommen kaum noch Merkmale vom Vater zeigen. Sollten die Samenfäden im Receptaculum im Laufe der Jahre ihre vererbende Kraft verlieren? Die Honigbiene ist bisher zu wissenschaftlichen, einwandfreien Vererbungsstudien überhaupt noch nicht verwandt worden, obwohl doch gerade die Tatsache, dass das eine Geschlecht parthenogenetisch entsteht, besonders interessante Untersuchungen ermöglichen würde. Freilich, leicht ist es nicht, mit der Honigbiene einwandfrei zu experimentieren![1]).

1) Verf. kommt in diesem Kapitel auch auf die Zwitterbienen zu sprechen. Er akzeptiert die Erklärung Boveri's, der es für möglich hält, „dass der Eikern sich schon vor der Kopulation mit dem Spermakern, auf Grund seiner parthenogenetischen Fähigkeiten, teilt und der Spermakern erst mit einem der Furchungskerne verschmilzt". v. Buttel-Reepen meint dazu, man brauchte im Eugster'schen Falle „nur anzunehmen, dass die betreffende Königin die Eigenschaft besessen hätte, die Eier außergewöhnlich lange im Ovarium zurückzubehalten, so dass Teilungsvorgänge bei der Befruchtung vor sich gehen konnten." Es scheint jedoch, dass das Entstehen von Zwitterbienen nicht auf eine Anormalität der betreffenden Königin zurückgeführt werden kann, sondern die Ursache dürfte in der Regel in

Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates hat der Verf. bereits vor einer Reihe von Jahren zum Thema einer umfassenden Studie gemacht. Die wichtigsten Ergebnisse seiner damaligen Untersuchungen teilt er auch hier mit, ergänzt durch in der Zwischenzeit gewonnene Erfahrungen. Besonderes Interesse wird auch der zweite Teil dieses Kapitels finden, betitelt „Zur ‚Geschichtsphilosophie' des Bienenstaates", in dem v. Buttel-Reepen zu verschiedenen Ansichten über einzelne Probleme der Staatenbildung Stellung nimmt. So erörtert er, um nur einiges zu nennen, die Frage des polygynen oder monogynen Ursprungs der Staatenbildung, das Wesen der verschiedenen Schwarmarten, sodann die seinerzeit zwischen Weismann, H. Spencer, O. Hertwig u. a. viel diskutierte Frage, wieviele Keimesanlagen im Keimplasma der Bienenkönigin anzunehmen sind.

Da das Werk kein Lehrbuch für Bienenzüchter sein soll, kann der Verf. sich auf eine kurze Darstellung der Wohnungen der „modernen" Biene beschränken. Der „Stabilbau" ist mehr und mehr durch den „Mobilbau" verdrängt worden, nur in wenigen Gegenden, z. B. in der Lüneburger Heide, sieht man noch das Wahrzeichen der alten Bienenzucht, den bekannten Stülpkorb aus Stroh. Als den Begründer des Mobilbaues betrachtet der Verf. François Huber. Dass die Kastenbienenzucht mit beweglichen Waben in Deutschland einen so großen Aufschwung genommen hat, verdanken wir in erster Linie Dzierzon, dem Erfinder der „Stäbchen", und v. Berlepsch, der diese zu den „Rähmchen" vervollkommnete, die, nur unwesentlich verändert, noch heute allgemein in Gebrauch sind.

Im nächsten Kapitel schildert der Verf. das Leben und Treiben einer Bienenkolonie im Laufe eines Jahres. Die Biologie der Honigbiene bietet eine so unendliche Fülle des Interessanten, dass man es bei dem Geschick, mit dem der Verf. alle Fragen kritisch zu behandeln weiß, eigentlich bedauern muss, dass einzelne Abschnitte hier etwas kurz dargestellt worden sind. Zwei besonders interessante Kapitel aus der Biologie werden allerdings dann im folgenden noch etwas ausführlicher behandelt: das Pollensammeln und die Wachsausscheidung. Erst in den letzten Jahren hat man die Vorgänge sowohl beim Pollensammeln wie auch bei der Wachsausscheidung richtig verstehen gelernt. Einzelnen Organen der Arbeiterin hatte man gänzlich falsche Funktionen zugeschrieben. Die „Wachszange" dient nicht, wie man bis vor kurzem glaubte,

einer vorausgegangenen Kreuzbefruchtung zu suchen sein. Die Eugster'sche Königin war nach v. Siebold eine von einer deutschen Drohne begattete reine Italienerin. Auch die jüngst durch v. Engelhardt beschriebenen Zwitterbienen „stammten von einer italienischen Königin ab, die von einheimischen Drohnen befruchtet worden war." Dass aber bei einer Kreuzbefruchtung das Spermium in dem „fremden" Ei sich mitunter nicht so rasch in den männlichen Vorkern umzuwandeln vermag wie unter normalen Verhältnissen — so dass der weibliche Vorkern die Möglichkeit zu einer parthenogenetischen Entwickelung erhält —, dürfte nicht weiter verwunderlich erscheinen.

zum Erfassen der zwischen den vier untersten Bauchsegmenten ausgeschiedenen Wachslamellen, sondern sie ist ein Pollensammelapparat, wie Sladen als erster feststellte und der Verf. dann auch durch eigene Beobachtungen bestätigen konnte. Zum Herausziehen der Wachslamellen dienen die Bürsten an den Metatarsen. Die beiden Kapitel sind durch besonders gute Abbildungen nach den Originalen des amerikanischen Bienenforschers Casteel illustriert.

Der zweite Teil des Buches handelt, wie gesagt, „vom Wesen der Honigbiene". Zunächst werden die Sinne besprochen. Dass den Bienen ein vortrefflicher Ortssinn eigen ist, lässt sich am Bienenstande leicht beobachten, jeder Imker rechnet damit. Nach des Verf. Ansicht vollzieht sich die Orientierung „in der Hauptsache durch das Sehvermögen, alle anderen Faktoren spielen durchaus eine Nebenrolle". Der Farbensinn der Honigbiene ist in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten untersucht worden, Untersuchungen, die zu der Kontroverse zwischen v. Hess und v. Frisch geführt haben. v. Hess glaubt bekanntlich bewiesen zu haben, dass die Fische und sämtliche Wirbellosen keinen Farbensinn besitzen, dass sie vielmehr die Farben wie der total farbenblinde Mensch nur nach Helligkeitswerten unterscheiden. v. Buttel-Reepen erhebt zwar gegen die Untersuchungen von v. Hess eine Reihe von Einwänden, vermeidet es aber doch, direkt gegen ihn Stellung zu nehmen. Hätte ihm bei der Niederschrift dieses Abschnittes bereits die soeben erschienene ausführliche Arbeit v. Frisch's vorgelegen, in der dieser neben dem Farbensinn auch den Formensinn eingehend behandelt, hätte er zudem noch, wie der Referent, die Versuche v. Frisch's während des letzten Zoologenkongresses gesehen, so würde wohl auch er keine Bedenken mehr getragen haben, den Bienen einen Farbensinn zuzuerkennen[2]). Im Abschnitt über das Geruchsvermögen konnte der Verf. eben noch die interessanten neuen Untersuchungen McIndoo's berücksichtigen. Die von McIndoo entdeckten, hauptsächlich an den Beinen liegenden Organe sind zweifellos Geruchsorgane, dass aber den antennalen Organen keinerlei Geruchsfunktionen zukommen, wie McIndoo meint, bezweifelt v. Buttel-Reepen wohl mit Recht. Ausführlich wird dann noch erörtert der Gehörsinn. Auch einen solchen vermag man heute den Bienen nicht mehr abzusprechen.

Den Instinkten und der Psyche der Bienen sind die beiden letzten Kapitel gewidmet, den Instinkten, soweit diese nicht bereits in den früheren Kapiteln besprochen worden sind. Es kommt dem Verf. hier besonders darauf an, „eine Reihe von Instinkten und einige morphologische Ausgestaltungen im Licht deszendenztheoretischer Betrachtungen darzulegen". Es sind da in erster Linie die zahlreichen atavistischen Erscheinungen im Bienenstaat zu nennen,

2) Anm. bei der Korrektur. In einem inzwischen erschienenen Referat der Arbeit v. Frisch's (Haben die Bienen einen Farbensinn? Die Naturw., 3. Jahrg., 1915) sagt denn auch v. Buttel-Reepen: „Es scheint mir, dass auch der letzte Zweifel an dem Vorhandensein eines Farbensinnes durch diese Ausführungen zum Schwinden gebracht wird."

die Instinktsirrungen u. s. w. Des Verf. Ansicht über die Höhe der seelischen Qualitäten der Bienen sei mit seinen eigenen Worten wiedergegeben: „Zweifellos müssen wir manche Lebensäußerungen der Bienen als einfachste Reflexerscheinungen bezeichnen, aber daneben dokumentieren sich, wie wir gesehen haben, so zahlreiche Instinkte, die nicht nur maschinell, automatisch verlaufen, sondern mit mehr oder minder höheren psychischen Fähigkeiten verbunden sind, dass jene bekanntlich schon von Descartes befürwortete Maschinentheorie bei einiger Kenntnis der Biologie hinfällig erscheint."

Nicht unerwähnt möge zum Schluss noch bleiben, dass dem Werke ein ausführliches Literaturverzeichnis sowie 60 Abbildungen, darunter zahlreiche Originale, beigegeben sind.

**Nachtsheim, Freiburg i. Br.**

## Die Kultur der Gegenwart, ihre Entwicklung und ihre Ziele.

Herausgegeben von Paul Hinneberg. III. Teil. Mathematik, Naturwissenschaften, Medizin. 4. Abteilung. Organische Naturwissenschaften. Unter Leitung von R. Wettstein. I. Band. Allgemeine Biologie. Redaktion: † C. Chun und W. Johannsen. Unter Mitwirkung von A. Günthart. Leipzig, Berlin 1915. B. G. Teubner.

Aus dem Inhaltsverzeichnis: Em. Rádl: Zur Geschichte der Biologie von Linné bis Darwin. Alfred Fischel: Die Richtungen der biologischen Forschungen (zoologische Forschungsmethoden). O. Rosenberg: Die Untersuchungsmethoden des Botanikers. H. Spemann: Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Otto zur Strassen: Die Zweckmäßigkeit. Wolfgang Ostwald: Allgemeine Kennzeichen der organisierten Substanz. Wilhelm Roux: Das Wesen des Lebens. Waldemar Schleip: Lebenslauf, Alter und Tod des Individuums. B. Lidforss: Protoplasma. Zellulärer Bau, Elementarstruktur, Mikroorganismen, Urzeugung. G. Senn: Bewegungen der Chromatophoren. Max Hartmann: Mikrobiologie. Allgemeine Biologie der Protisten. Ernst Laqueur: Entwickelungsmechanik tierischer Organismen. H. Przibram: Regeneration und Transplantation im Tierreich. Erwin Baur: Regeneration und Transplantation im Pflanzenreich. Emil Godlewski, jun.: Fortpflanzung im Tierreich. P. Claussen: Fortpflanzung im Pflanzenreich. W. Johannsen: Periodizität im Leben der Pflanzen. Otto Porsch: Gliederung der Organismenwelt in Pflanze und Tier. Wechselbeziehungen zwischen Pflanze und Tier. P. Boysen-Jensen: Hydrobiologie. W. Johannsen: Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre; Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation.

Unter den Bänden der „Kultur der Gegenwart", biologischen Inhalts, dürfte der vorliegende eine besondere Stelle einnehmen. Seine Aufgabe ist es nicht, in erster Linie eine gesichtete und ausgewählte Übersicht über das Tatsachenmaterial abgerundeter Wissensgebiete

zu geben. Zunächst ist ja schon der Begriff „allgemeine Biologie“ mehr oder weniger willkürlich. Man kann zu solch einem Allgemeinteile Abschnitte über allgemein biologisches Denken, über Methodik, dann aber selbst einzelne Experimentaldisziplinen zählen. Die letzteren zumal werden je nach der Ansicht dieser hierher, jener aber in die speziellen Bände gehören. (So finden wir z. B. den zoologischen Teil der Entwickelungsmechanik hier, den botanischen Teil jedoch mit den übrigen Abschnitten der Pflanzenphysiologie vereinigt in Bd. 3.) „Eine einheitliche Darstellung . . . ist ausgeschlossen: der Band bildet vielmehr eine recht bunte Mosaikdarstellung der allgemeinen Biologie[1].“ Referent kann aus diesem Umstande dem Buche gewiss keinen Vorwurf machen. Im Gegenteil: Der „Kultur der Gegenwart“ würde bei weniger geschickter Leitung kaum eine größere Gefahr haben drohen können, als die: eine Sammlung mehr oder weniger populärer Lehrbücher zu werden. Nichts konnte sie mehr davor bewahren als der Ersatz systematischer Darstellung durch eine Reihe sehr persönlicher Aufsätze: Anregung statt Ermüdung beim Leser, auch bei dem in diesen Dingen ungeschulten Leser, wie er für die „Kultur der Gegenwart“ in erster Linie in Frage kommt.

Hierzu kommt ferner, dass die Form des „Mosaiks“ die Möglichkeit gab, verschiedenartigen Autoren die Gelegenheit zu geben, über dasjenige zu berichten, was ihre Gedanken in erster Linie bewegt: Nicht eine Darstellung ihnen mehr oder weniger geläufiger, umfassender Gebiete, vielmehr ihr eigenstes durften und mussten sie geben: „Die Repräsentation recht verschiedener Standpunkte durch die Autoren hat . . . den Inhalt des vorliegenden Bandes sehr reich und anregend gemacht. Besonders interessant wird wohl der Leser die höchst verschiedene Wertschätzung des Selektionsgedankens sowie der Lamarck'schen Auffassung finden. Die gelegentliche Uneinigkeit der hier zusammenarbeitenden Autoren ist ja selbst ein Ausdruck des jetzigen Zustandes der biologischen Forschung und muss schon deshalb zu Worte kommen. Der einzelne Autor muss in dem Ringen der Ideen für sich selbst sprechen“[1]). Dieser Band ist somit ein Buch, das man nicht zum Nachschlagen benutzt, aus dem man nicht, der Not gehorchend, studiert, sondern das man liest! Auch dem Fachmanne wird es Freude, ja oft Genuss verschaffen.

Eine Inhaltsangabe oder gar eine kritische Besprechung muss der Referent sich versagen. Nicht nur des Raumes in dieser Zeitschrift wegen: Man kann das Vorgetragene lesen, man kann in mancher Hinsicht anderer Meinung sein, allein man wird auch dann in den Aufsätzen hinreichend Gesundes und Geistvolles finden: Solche Darbietungen nimmt man hin, wie sie gegeben wurden.

**H. Jordan (Utrecht).**

1) Johannsen im Vorwort.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Erlangen, Auf dem Berg 14, einsenden zu wollen.**

**Bd. XXXV. 20. September 1915. № 8 u. 9.**

Inhalt: **Jollos**, Stanislaus von Prowazek †. — **Grunewald**, Über Veränderung der Eibildung bei *Moina rectirostris*. — **Pringsheim**, Die Kultur von *Paramaecium Bursaria*. — **Wasmann**, Nils Holmgren's „Termitenstudien". — **Löhner**, Über künstliche Fütterung und Verdauungsversuche mit Blutegeln. — **Roux**, Die Selbstregulation ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen. — **Brehm's** Tierleben. — **Brehm's** Tierbilder. — **Palladin**, Pflanzenanatomie. — **Zehnder**, Der ewige Kreislauf des Weltalls. — **Meyer**, Einführung in die Mikroskopie.

## Stanislaus v. Prowazek †.

Von V. Jollos (Berlin).

Am 17. Februar starb in Kottbus am Fleckfieber, das er sich bei Untersuchungen im Kriegsgefangenenlager zugezogen hatte, der Leiter der Abteilung für Protozoenforschung am Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg, Professor Dr. Stanislaus v. Prowazek. — Selbst in unserer Menschenleben in nie geahnter Weise entwertenden Zeit können wir an dem Tode des hervorragenden Forschers nicht stumm vorübergehen, sondern wollen auch an dieser Stelle seiner und seines Werkes gedenken: spiegelt sich doch in ihm ein gutes Stück des Entwicklungsganges eines biologischen Wissenszweiges, der modernen Protistenkunde.

Der Erforschung der Einzelligen galt Prowazek's wissenschaftliche Arbeit von Anfang an: „Protozoenstudien" waren der Gegenstand seiner Doktordissertation, mit der er nach vierjährigem Studium der Naturwissenschaften an den Universitäten Prag und Wien, 24 Jahre alt, 1899 in Wien mit Auszeichnung promovierte, und Protozoenstudien und mit ihnen zusammenhängende Fragen behandeln auch weitaus die meisten seiner zahlreichen späteren Unter-

suchungen. Eine selten vielseitige und gründliche Ausbildung ermöglichte es ihm hierbei, Problemen der verschiedensten Art nachzugehen: Hatte er sich bereits während seines Universitätsstudiums neben der Zoologie — und neben seinem Lieblingsgebiete, der Philosophie — gründliche Kenntnisse der Botanik und Physik erworben, so bot sich ihm bald darauf, als Ehrlich ihn im Jahre 1901 als Assistenten nach Frankfurt rief, die günstigste Gelegenheit die Ergebnisse und Probleme der Immunitätsforschung an der Quelle zu studieren. Im nächsten Jahre sehen wir ihn dann als Assistenten am Institute Richard Hertwig's in München, der gastlichen Arbeitsstätte so vieler Protozoenforscher. Und nachdem er hier seine Kenntnisse des Baues und der Lebenserscheinungen der Einzelligen erweitern konnte, führt ihn abermals nach einem Jahre der Ruf Schaudinn's an das Reichsgesundheitsamt und bestimmt damit seine weitere Laufbahn. Als Mitarbeiter Schaudinn's wandte sich Prowazek zunächst in Rovigno, später in Berlin dem Studium der parasitischen und pathogenen Protozoen zu. Er beteiligte sich an den bahnbrechenden Arbeiten des Meisters der modernen Protistenkunde und führte auch selbst wertvolle Untersuchungen über den Entwicklungsgang parasitischer Flagellaten durch. Als Schaudinn dann einem Rufe an das Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten nach Hamburg folgte, übernahm Prowazek an seiner Stelle die Leitung des Protozoenlaboratoriums am Reichsgesundheitsamt. Bald nach dem frühen Tode Schaudinn's ging er mit der Neisser'schen Syphilisexpedition nach Java. Nach seiner Rückkehr wurde er im Jahre 1907 Nachfolger Schaudinn's in Hamburg. Von Hamburg aus unternahm er in der Folge mehrere große Reisen zu Forschungs- und Lehrzwecken: nach Brasilien, den Südseeinseln, nach Serbien und Konstantinopel; von Hamburg ging er endlich auch nach dem Ausbruch von Fleckfieberepidemien in Lagern russischer Kriegsgefangener nach Kottbus, um die Ätiologie dieser Seuche zu studieren, mit der er sich bereits in Serbien und der Türkei eingehend beschäftigt hatte und der er nun selbst zum Opfer fiel.

Vielgestaltig wie sein Lebensgang erscheinen auch die wissenschaftlichen Arbeiten und Interessen Prowazek's: Neben Protozoenuntersuchungen vorwiegend morphologischer Art wandte er sich stets besonders gern physiologischen Fragen zu und suchte auch die Vorstellungen und Ergebnisse moderner physikalisch-chemischer Forschung zur Aufklärung von Vorgängen bei den Einzelligen nach Möglichkeit zu verwerten. — In der ersten Zeit, aus der auch verschiedene entomologische, zytologische und entwicklungsmechanische Arbeiten stammen, beschäftigte ihn vor allem das Studium des Baues und der Vermehrung frei lebender Protozoen. In seinen „Flagellatenstudien“ suchte er schon 1903 eine

Einteilung dieser Gruppe auf Grund der Geißelinsertionen und der Kernstrukturen zu geben. Eine Untersuchung über Gregarinen stellte fast gleichzeitig mit Cuénot und unabhängig von diesem wichtige Grundzüge des Entwicklungsganges dieser Parasiten klar. Während seiner Münchener Tätigkeit beteiligte er sich an den von R. Hertwig ausgehenden Untersuchungen über den Zusammenhang wichtigster Lebensäußerungen und morphologisch nachweisbarer Verhältnisse bei Protozoen.

In den darauf folgenden Jahren beschäftigte er sich unter dem Einflusse Schaudinn's vor allem mit der Entwicklung parasitischer Formen und veröffentlichte größere Arbeiten über den Lebenslauf parasitischer Flagellaten aus dem Darme der Eidechse und der Stubenfliege sowie über die Entwicklung des Rattentrypanosoma, bei dem er als erster für Trypanosomen Kopulationsvorgänge beschrieb, — Untersuchungen, deren Ergebnisse in der Folge zwar zum Teil lebhaft umstritten wurden und werden, die aber unter allen Umständen eine wertvolle Bereicherung unserer Kenntnisse von den parasitischen Protozoen bilden und neben den Arbeiten Schaudinn's für unsere Vorstellungen von Bau und Entwicklung der Flagellaten grundlegende Bedeutung hatten. Weitere Arbeiten behandelten die durch Schaudinn's Entdeckung des Syphiliserregers besonders wichtig gewordene Gruppe der Spirochaeten und zeigten aus dem Bau und dem Verhalten gegenüber verschiedenen äußeren Einflüssen sich ergebende Unterschiede dieser Mikroorganismen und der Bakterien.

Während seiner Tätigkeit am Reichsgesundheitsamt wandte sich Prowazek endlich auch der Erforschung einer Reihe von Infektionskrankheiten mit unbekannten Erregern zu. Zuerst bei Variola resp. Vaccine gelang es ihm, in den Epithelzellen der geimpften Kaninchencornea neben den schon früher beschriebenen größeren „Guarnieri'schen Körperchen" kleinste Einschlüsse besonderer Art nachzuweisen und zu verfolgen. Diese kleinsten Gebilde sprach er als Erreger der Infektion an und glaubte seine eigenen Befunde und die anderer Untersucher über verschiedene teils extra-, teils intraepitheliale Gebilde zu einer Art Entwicklungskreis zusammenfügen zu können: Danach würden kleinste Mikroorganismen („Initialkörperchen") die Infektion bewirken, in Epithelzellen eindringen und zunächst zu den kleinen „Elementarkörperchen" heranwachsen. Diese vermehren sich durch fortgesetzte Teilung und veranlassen die befallene Epithelzelle zur Ausscheidung bestimmter Substanzen, die die eingedrungenen Parasiten einzeln oder in größerer Zahl vereint mit einer Hülle umgeben, so dass die zuvor erwähnten größeren Einschlüsse (Guarnieri-Körperchen) entstehen. Diese stellen also nach Prowazek nicht den Erreger selbst vor, sondern ein spezifisches Reaktionsprodukt der infizierten

Zelle, in dem sich erst die Erreger befinden und vermehren können, und das im weiteren Gange der Entwicklung wieder zerfällt und eben die in seinem Inneren eingeschlossenen und durch zahlreiche Teilungen vermehrten kleinsten Stadien des Erregers („Initialkörperchen") austreten und neue Epithelzellen befallen lässt. — Diese zuerst bei Variola-Vaccine gewonnene Vorstellung glaubte Prowazek im weiteren auch bei einer Reihe anderer menschlicher und tierischer Infektionskrankheiten (Lyssa, Trachom, Molluscum contagiosum u. a.) auf Grund eigener und fremder Beobachtungen bestätigt zu sehen. (Von seinen eigenen Arbeiten auf diesem Gebiete sei vor allem noch die zusammen mit Halberstädter veröffentlichte Feststellung entsprechender Einschlüsse beim Trachom hervorgehoben.) Er fasste daher die Erreger all dieser Infektionen als eine besondere Mikroorganismengruppe auf, der er wegen der erwähnten von der befallenen Zelle um die Parasiten ausgeschiedenen Hülle den Namen „Chlamydozoa" gab (von χλαμὺς = Mantel).

Ein abschließendes Urteil über diese Auffassung zu fällen, ist heute noch nicht möglich, da erst die Zukunft zeigen muss, ob und inwieweit es sich bei den Chlamydozoen Prowazek's wirklich um Mikroorganismen und nicht nur um spezifische — und als solche für die Krankheitsdiagnose unter allen Umständen sehr wichtige — Reaktionsprodukte der Zelle handelt. Jedenfalls hat Prowazek selbst seine Anschauungen, abgesehen von morphologischen Beobachtungen, auch durch scharfsinnige Filtrier- und Übertragungsversuche speziell bei Variola-Vaccine zu stützen gewusst. Dass er im Zusammenhange mit diesen Untersuchungen auch Fragen der Immunität bei Chlamydozoeninfektionen bearbeitete, sei nur nebenbei erwähnt.

Von Prowazek's pathogene Formen behandelnden Veröffentlichungen aus den letzten Jahren müssen wir endlich noch eine zusammenfassende Darstellung der Infusorienenteritis (Balantidiosis) sowie die Herausgabe des großen „Handbuches der pathogenen Protozoen" hervorheben, für das er selbst verschiedene Kapitel bearbeitete, dessen Abschluss er aber nicht mehr erleben sollte.

Neben diesen auf breitester Grundlage durchgeführten medizinisch-zoologischen Untersuchungen und Zusammenfassungen, neben seiner weiteren Tätigkeit als Mitherausgeber des Archivs für Protistenkunde seit dem Tode Schaudinn's, vernachlässigte Prowazek aber auch in den späteren Jahren keineswegs das Studium frei lebender Protozoen und die Behandlung allgemein biologischer Fragen. In zahlreichen Mitteilungen veröffentlichte er interessante Beobachtungen über Bau und Teilung, über Regeneration, Enzystierung und manche anderen Lebenserscheinungen verschiedener Einzelligen und über ihr Verhalten unter experimentell gesetzten Bedingungen. Viele weitere Untersuchungen und Feststellungen

brachte ferner seine 1910 erschienene gedankenreiche „Einführung in die Physiologie der Einzelligen", in der er gegenüber noch weit verbreiteten Anschauungen den Standpunkt vertritt, dass die Protozoen nicht als die einfachsten Lebewesen, sondern vielmehr als die kompliziertesten Zellen zu werten seien. Dem auf diesem Gebiete Bewanderten bietet das Buch wie auch die kleineren Veröffentlichungen eine Fülle von Anregungen und wertvollem Material, allerdings nicht ohne gewisse Mühe. Denn die Darstellung ist häufig wenig ausgearbeitet und äußerst aphoristisch gehalten, so dass wegen der Form dieser Arbeiten ihr Inhalt nicht die gebührende Beachtung finden konnte.

In dieser flüchtigen Niederschrift der Ergebnisse auch der mühevollsten und langwierigsten Untersuchungen offenbart sich uns ein charakteristischer Zug von Prowazek's wissenschaftlicher Arbeitsweise: Er gehörte nicht zu jenen Forschern, die eine Untersuchung erst aus der Hand geben, wenn sie sie in allen Einzelheiten ausgebaut und auch für den Leser systematisch dargestellt haben; ihm kam es vielmehr nur darauf an, ein Problem für sich selbst klargelegt zu haben und seine eigene Erkenntnis zu befriedigen. Und war dies Ziel erreicht, so brachte er in seinen Veröffentlichungen häufig viel mehr Reflexionen über die gewonnenen Ergebnisse und ihren Erkenntniswert, als dass er den Gang und die Einzelheiten seiner Untersuchung genauer auseinandersetzte. Nicht das einzelne Ergebnis war es eben, was ihn bei seinen Arbeiten interessierte, sondern die Schlüsse, die sich daraus für allgemeinere biologische oder erkenntnistheoretische Fragen ergaben.

So betrauern wir denn in Prowazek nicht nur einen der hervorragendsten Vertreter eines biologischen Spezialfaches, sondern darüber hinaus einen Forscher, der über der Arbeit auf seinem engeren Gebiete die großen Probleme der Biologie und Erkenntnisforschung nicht aus dem Auge verlor. — Und die ihn persönlich kennen lernen durften, werden dem still-bescheidenen, feinfühlenden und vielseitig gebildeten Manne ein freundliches Andenken bewahren.

## Über Veränderung der Eibildung bei Moina rectirostris.

Von **Marta Grunewald** (München).

### I. Einleitung.

Die Fortpflanzungsverhältnisse der Cladoceren sind in den letzten Jahren, besonders mit Hinblick auf das Problem der Geschlechtsbestimmung mehrfach zum Gegenstand experimenteller Untersuchungen gemacht worden. Durch die Arbeiten von Woltereck (1911), von Scharffenberg (1911; 1914) und Papanicolau (1911 a und b) ist nachgewiesen, dass der Generationswechsel der Clado-

ceren von äußeren Bedingungen abhängig ist, indem Wärme und reichliche Nahrung die Parthenogenese, Kälte und Hunger den Eintritt der Gamogenese begünstigen, was sich besonders in den mittleren, den labilen Generationen bemerkbar macht.

Dieses Verhalten legt die Vermutung nahe, dass in den Keimzellen im Verlaufe des Zyklus allmähliche Veränderungen vor sich gehen, die als Übergangsformen zwischen der Bildungsart der parthenogenetischen und der befruchtungsbedürftigen Eier zu betrachten sind.

Ohne dass von vornherein über die Art etwaiger derartiger Keimzellveränderungen etwas hätte vorausgesehen werden können, wurden von diesem Gesichtspunkte aus die vorliegenden Untersuchungen, die im Münchener zoologischen Institut ausgeführt wurden, unternommen. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. R. von Hertwig, unter dessen Leitung mir zu arbeiten vergönnt war, möchte ich an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten Dank sagen. Ebenso bin ich Herrn Prof. R. Goldschmidt zu vielem Danke verpflichtet.

## II. Material und Methode.

Meine Untersuchungen beziehen sich alle auf *Moina rectirostris* var. *Lilljéborgii*, die ich aus einem Tümpel in Irschenhausen bezog, aus dem auch das von Papanicolau zu seinen Experimenten benutzte Material stammte. Da im Sommer 1913 der Tümpel zugeschüttet und überackert worden war, arbeitete ich außerdem mit Material, das ich mehrmals durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. Honigmann aus Halle erhalten konnte, dem ich auch an dieser Stelle für seine Mühe meinen Dank sagen möchte. Die Aufzucht der Dauereier geschah am erfolgreichsten im Thermostaten bei 24° C, in dem ich regelmäßig bereits nach 4 Tagen ausgeschlüpfte Tiere fand, auch nachdem die Dauereier fast anderthalb Jahre ausgetrocknet gelegen hatten.

Negative Erfolge in der Aufzucht der Dauereier lassen sich meinen Erfahrungen nach meist auf zu geringe Anzahl der angesetzten Ephippien zurückführen, da immer nur ein gewisser Prozentsatz auszukriechen scheint; je zahlreicher das angesetzte Material, desto größer ist also die Wahrscheinlichkeit für gute Resultate beim Ausschlüpfen.

Nachdem sich die im Sommer 1913 durchgeführte Untersuchung am konservierten, geschnittenen Material der im Sommer 1912 gezüchteten Tiere als ergebnislos erwiesen hatte, nahm ich im Winter 1913/14 die Untersuchung in der Weise wieder auf, dass ich die Eibildung am lebenden Tiere verfolgte. Jedes einzelne Versuchstier wurde vom Tage seiner Geburt an regelmäßig beobachtet und die Beschaffenheit des Ovars genau untersucht, so dass die ein-

zelnen Stadien der Eibildung unter den verschiedenen Versuchsbedingungen kontinuierlich zur Beobachtung kamen, und auch die Möglichkeit gegeben war, die Natur und das Geschlecht der aus der betreffenden Eibildung hervorgehenden Tiere zu erkennen. Die Durchsichtigkeit der Tiere infolge der sehr schwachen Strukturzeichnung der Schale ist hierbei von großem Vorteil. Es ist dadurch möglich, mit starken Vergrößerungen (Ölimmersion 2 mm von Winckel, Kompensationsokulare 3, 5, 6) die Vorgänge im Ovar genau zu verfolgen und mittels des Zeichenapparates (den Zeichnungen wurde stets die Kombination Immersion 2 mm, Kompensationsokular 3 zugrunde gelegt) festzuhalten, so dass auf diese Weise ein genaues Bild der Eibildung zustande kommt. Freilich hat diese Untersuchungsmethode auch ihre Nachteile. Vor allem gelingt es nicht immer, das Tier vor den Schädigungen, denen es durch den Druck des Deckglases ausgesetzt ist, zu bewahren, und man ist gezwungen, eine sehr große Zahl von Tieren zu untersuchen, weil die Beobachtungsreihen häufig durch frühzeitiges Absterben der Versuchstiere missglücken. Dazu kommt, dass *Moina rect.* nicht gerade zu den widerstandsfähigsten Cladoceren zu gehören scheint. Im Aquarium, in dem sie mit *Daphnia pulex* und *Daphnia magna* gemischt gehalten wurde, überdauerten die beiden letztgenannten Arten die erste weit länger, als es durch die Differenz der Zykluslänge verständlich gewesen wäre. Offenbar ist *Moina* gegen Schädigungen weit empfindlicher als die beiden anderen Arten.

Zur Kultur verwandte ich kleine, vogelnapfartige Glasschälchen mit dem gleichen Vorteil wie größere $^1/_4$ Liter enthaltende Bechergläser. Auch gegen die Anwendung von Leitungswasser zeigten die Tiere keine größere Empfindlichkeit als gegen weiches Aquariumwasser. Als Nahrung verwandte ich eine Reinkultur von kleinen einzelligen Grünalgen (*Chlorella*), die sich sehr bequem aus einer kleinen Stammkultur züchten lässt, indem man eine an gelösten organischen Substanzen reiche Nährlösung damit beschickt. Als geeignete Nährlösung erwies sich ein Aufguss von klein geschnittenen Mehlwürmern. Man lässt das Glas zugedeckt möglichst in heller Sonne stehen. Im Lauf von 8—14 Tagen entwickelt sich eine reiche, dunkelgrüne Algenflora, so dass die anfangs ziemlich reichlich auftretenden Fäulnisbakterien durch den von den Algen produzierten Sauerstoff vernichtet werden. Dass keine Fäulnis mehr vorhanden ist, kann man leicht am Geruche feststellen. Wenn die Kultur völlig geruchlos geworden ist, ist sie gebrauchsfähig und stellt eine sehr bequeme gute Nahrung dar, die stets in beliebigen Mengen in kurzer Zeit hergestellt werden kann. Ich verdanke die Angabe der Methode einer mündlichen Mitteilung des Herrn Prof. Renner vom hiesigen botanischen Institut und bin ihm dadurch

zu vielem Danke verpflichtet, dem ich auch an dieser Stelle Ausdruck geben möchte.

## III. Normaler Verlauf der Eibildung.

Erste Voraussetzung einer Untersuchung vielleicht vorhandener Änderungen der Eibildung ist natürlich die genaue Kenntnis der normalen Vorgänge, wie sie durch die umfassenden Arbeiten Weismann's bekannt sind.

Danach entsteht das parthenogenetische „Sommerei" aus einer Gruppe von 4 Zellen, der Keimgruppe. Je 3 Zellen der Keimgruppe werden nach Beendigung des Eigenwachstums von der Eizelle resorbiert und diese wächst auf Kosten der aufgenommenen Nährzellen stark an, füllt sich mit Dottertröpfchen und macht die Reifeteilung durch.

Nach den Angaben Weismann's und Kühn's ist bis zum Augenblick der Resorption der Nährzellen kein Unterschied zwischen Ei und Nährzellen wahrnehmbar: „An den Zellen dieser jüngeren Gruppen von Keimzellen ist noch nichts von einer Differenzierung in Ei und Nährzellen zu sehen; alle haben noch gleiche Struktur und Größe" ... „Dann wächst die Eizelle stärker als die anderen und speichert außerordentliche Mengen von Reservestoffen auf unter fortschreitender Rückbildung der Nährzellen" (Kühn, 1911).

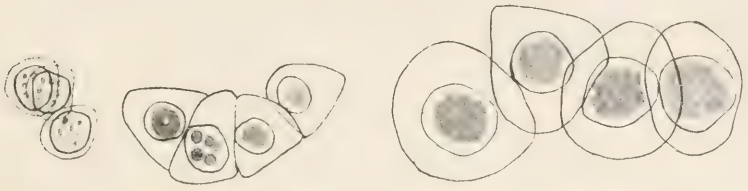
Weismann stellt nur fest, dass es stets die dritte Zelle der Keimgruppe (vom Keimlager aus gerechnet) ist, die sich zur Eizelle entwickelt. Da aber bei *Moina rect.* die Keimzellen „keineswegs bloß in einer Zeile liegen, sondern sich übereinander schieben und außerdem die Keimzellen eine größere Selbständigkeit der Form bewahren als z. B. bei *Daphnia*, so ist es oft, ja meistens, sehr schwer, die vier zusammengehörigen Zellen als Keimgruppen zu erkennen" (Weismann, Abhandlung 2), so dass P. F. Müller (1868) glaubte, „dass *Moina* in bezug auf die Sommereier von dem Eibildungsmodus der übrigen Cladoceren abweiche: „ex una modo cellula veri simile est eam exoriri" (Weismann, Abhandlung 2). „Auch bei den Kernen sieht man sich vergeblich nach einem Kennzeichen für die Eizellen um. Eine jede der großen, kugligen Kernblasen enthält schon in der jungen Keimzelle mehrere Nukleoli, zuerst nur 2—4, später aber, in dem Maße, als die Zelle heranwächst, immer zahlreichere, bis zu etwa 20" (Weismann, Abhandlung 2). „So verhält es sich bei den Kernen der Eizelle wie bei denen der Nährzelle. Erst die Abscheidung von Dotter lässt die Eizelle mit Sicherheit erkennen" (ebenda).

Die erwähnten Nukleoli sind in der Tat ganz gleichmäßig in den Keimzellen jugendlicher Ovarien und in dem als Keimlager bezeichneten unteren Abschnitte des Ovars vorhanden. Sie erscheinen im Leben als rundliche, stärker lichtbrechende Körperchen,

die sich auf allen untersuchten Stadien bei Färbung mit Säurefuchsin-Methylgrün rein oxychromatisch verhalten und daher als echte Nukleolen angesehen werden dürfen. Sie liegen in den noch ganz gleichartigen jugendlichen Keimzellen, den Oogonien, zu je 6—8 etwa in einem Kern (Fig. I, *1*).

Erst mit dem Beginn der Wachstumsperiode erfolgt ein Zusammenschluss zu den von Weismann (s. o.) beschriebenen Keimgruppen, die allerdings in ihrer Zusammengehörigkeit schwer zu erkennen sein würden, wenn sich nicht neben dem bei *Moina rect.* wenig brauchbaren Merkmal der Lagerung der Keimzellen zueinander ein zweites Kennzeichen gefunden hätte, durch das nun auf diesem Stadium wenigstens Ei und Nährzelle gut voneinander unterschieden werden können. Man findet nämlich an Stelle der für die jungen Keimzellen beschriebenen, zahlreichen Nukleolen in jeweils drei Zellen

Fig. I.



I, *1* I, *2* I, *3*

*1*: Junge Oogonien.
*2*: Erste Diff. Periode.
*3*: Keimzellen in der zweiten Wachstumsperiode.

einer Keimgruppe einen einzigen, größeren, runden Kernbinnenkörper, während die vierte Keimzelle, die Eizelle, weiterhin einen aus zahlreichen Einzelbläschen bestehenden Kernbinnenkörper, ähnlich dem der Oogonien, aufweist (Fig. I, *2*). Die so aus deutlich unterscheidbaren Ei- und Nährzellen bestehende Keimgruppe wächst heran, bis nach Erreichung einer gewissen Größe der kompakte Nukleolus der Nährzelle zuerst in grobe, dann immer feinere Brocken zerfällt, bis schließlich in allen vier Keimzellen der Binnenkörper aus einem Haufen dicht gedrängter, kleiner Einzelkügelchen besteht (Fig. I, *3*).

Von diesem Augenblicke an bis zu dem Zeitpunkt, wo die Dotterabscheidung in der Eizelle auf Kosten der Nährzellen beginnt, kann man in der Tat, wie das Weismann und Kühn betont haben, beide Zellarten äußerlich nicht mehr voneinander unterscheiden. Sie machen gemeinsam noch ein beträchtliches Wachstum durch, dann beginnen die Nukleolen der Nährzellen sich zu vakuolisieren, zu zerfallen, der Kern nimmt unregelmäßige Formen an, wird kleiner, in der Eizelle bilden sich die zunächst farblosen Dottertröpfchen, während die Nährzellen schwinden, bis schließlich die

fertige Eizelle, deren Kern unter dem Haufen farbigen Dotters fast verschwindet, die Reifungsteilung durchmacht und in den Brutraum übertritt.

Wir unterscheiden demnach im Verlaufe der Eibildung vier Perioden:

1. das Oogonienstadium der Keimzelle,
2. erste Wachstumsperiode: Ausbildung von Keimgruppen, in denen die Eizelle gegen die Nährzellen durch die Beschaffenheit des Nukleolus differenziert ist: Periode der ersten Differenzierung,
3. zweite Wachstumsperiode: Ei- und Nährzellen sind durch die Beschaffenheit des Nukleolus nicht mehr unterschieden,
4. die Eizelle differenziert sich gegenüber den allmählich schwindenden Nährzellen durch Ausbildung des Dotters und macht die Reifeteilung durch: Periode der zweiten Differenzierung.

## IV. Änderungen der Eibildung im Verlaufe des Zyklus.

Die Untersuchungen von Papanicolau, Woltereck, v. Scharffenberg hatten ergeben, dass die Tendenz zur Bildung von befruchtungsbedürftigen Eiern mit der Zahl der Generationen und Würfe zunimmt. Es musste daher zunächst untersucht werden, ob im Verlaufe des Zyklus Abweichungen von dem eben als Norm dargestellten Eibildungsmodus vorkommen (der daraufhin beobachtete Zyklus ist in der Tabelle I zusammengestellt[1]).

Tabelle I.

| | |
|---|---|
| $H_0^0$ 22./X. | |
| $H_1^1$ 26./X. 6 ♀ | |
| $H_1^2$ 31./X. 6 ♀ | $H_2^2$ 3./XI. |
| $H_1^3$ 5./XI. 5 ♀ 1 ♀ | $(H_2^2)_1^3$ 9./XI. |
| $H_1^4$ 12./XI. (a) 2 ♀ 4 ♂<br>17./XI. (b) 12 ♀ | $(H_1^3)_2^4$ 19./XI. (b) 16 ♀ |
| $H_1^5$ 18./XI. (a) 6 ♀ | $(H_2^4)_1^5$ 23./XI. 5 ♀ 1 ♀ |
| | $(H_2^4)_1^6$ 28./XI. 3 ♀. |

1) Die Bezeichnungen sind so zu verstehen, dass mit Buchstaben oder laufender Nummer die ganze, von einem Muttertier ausgehende Versuchsreihe charakterisiert wird. Der obere Index bezeichnet die Generationszahl, der untere die Zahl des Wurfes, dem das Tier angehört. Als erste Generation wurde die Tochtergeneration des aus dem Ephippium geschlüpften Tieres bezeichnet. Dieses selbst erhielt die oberen und unteren Indices „0“. „♀“ bedeutet, wie bei Papanicolau, „befruchtungsbedürftiges Weibchen“.

Hierbei ergab sich, dass die eben für das der ersten Generation und dem ersten Wurf angehörige Tier ($H^1_1$) gegebene Darstellung nicht allgemein für Angehörige anderer Generationen oder Würfe gilt.

Bei dem eben aus dem Winterei geschlüpften Tiere ($H^0_0$) wird im Stadium der ersten Differenzierung, wie wir es in der oben gegebenen Zusammenfassung genannt haben, ein Unterschied zwischen Ei und Nährzellen bei weitem nicht so deutlich, wie bei dem Tochtertier ($H^1_1$). Die Nährzellnukleolen sind hier nicht alle einheitlich, sondern zu 2—3 oder auch noch mehr gröberen Stücken aufgelockert oder zeigen, wenn sie einheitlich geblieben sind, unregelmäßige gelappte Formen. Jedenfalls weichen sie von der einfachen Kugelform ab und scheinen irgendwelche Oberflächenvergrößerung

Fig. II.

II, *1* II, *2*

*1*: Keimgruppe eines normalen ex-Ephippio-♀.
*2*: Keimgruppe eines spät ausgeschlüpften ex-Ephippio-♀.

anzustreben (Fig. II, *1*). Das bleibt auch so, bis die zweite Wachstumsperiode erreicht wird, in der dann das Bild mit dem für $H^1_1$ Gegebenen übereinstimmend wird.

Auch in späteren Generationen und Würfen ist häufig der Unterschied zwischen Ei- und Nährzellen undeutlich oder gar nicht mehr zu erkennen. Doch während bei dem aus dem Ephippium schlüpfenden Tiere die Unterscheidung dadurch schwierig wurde, dass die Nährzellnukleolen denen der Eizelle ähnlich blieben, ist in den späteren Generationen das Umgekehrte der Fall: Der Eizellnukleolus bleibt wie der der Nährzellen in der ersten Wachstumsperiode kompakt (vgl. Fig. III). In der Tabelle II ist eine Zusammenstellung derjenigen Fälle gegeben, in denen ein solches Verhalten der Nukleolen im Verlaufe des Zyklus beobachtet wurde. Es ist daraus ohne weiteres ersichtlich, dass das in früheren Generationen nur bei Angehörigen späterer Würfe, bei späten Generationen bereits im ersten Wurfe der Fall ist.

Tabelle II.

| Kompakte Eizellnukleolen wurden beobachtet | |
|---|---|
| in | nach dem |
| Generation | Wurf |
| $M^0_0$ | — |
| $M^1_1$ | 3 |
| $M^2_1$ | 2 |
| $M^3_1$ | 2 |
| $M^4_2$ | 2 (1) |
| $M^5_1$ | 1 |
| $(M^4_2)^5_1$ | 1 |

Das gleiche veranschaulicht die folgende Übersicht über das Auftreten kompakter Nukleolen, wie ich sie aus meinen Protokollen zusammenstellte (Tabelle III).

Aus der Betrachtung dieser, wenn auch wenigen Vergleichsformen, geht hervor, dass für die Gestalt des Nukleolus das Alter des Tieres sowohl als das des Zyklus von Bedeutung ist, dass also im Eibildungsmodus des Einzeltieres mit zunehmendem Individualalter und mit zunehmendem Alter des Zyklus sich Differenzen ergeben, die in der Gestalt des Nukleolus ihren Ausdruck finden.

Tabelle III.

| BT | Generation | | Kompakter Eizellnukleolus in Ovulation |
|---|---|---|---|
| 113a | $M_1^1$ | 2 Ovulat. normal | 3 |
| 193 | $M_0^0$ | 4 „ „ | 5 |
| 155 | $M_1^2$ | 2 „ „ | 3 |
| 188 | — | 1 männlicher Wurf | 2 |
| 190 | — | 1 „ „ | 2 |
| n III | — | 1 Ovulat. normal | 2 und 3 |
| XX | $M_1^3$ | | 1 |
| „ | $(M_2^1)_1^6$ | | 1 |
| „ | $(M_2^1)_1^5$ | | 2 |
| „ | $(M_2^1)_1^3$ | | 2 |
| XXXII | $(M_4^1)_1^2$ | | 1 |

## V. Einfluss der Ernährung und Temperatur.

Die Veränderungen der Eibildung bei Ernährungs- oder Temperaturänderungen wurden in der Weise untersucht, dass von zwei Geschwistertieren das eine unter normalen Verhältnissen, das andere unter abgeänderten Bedingungen aufgezogen, und der Zustand der Ovarien täglich verglichen wurde.

a) Wirkung des Hungers:

Von zwei Geschwistertieren der ersten Generation und des ersten Wurfes wurde das eine in gewohnter Weise mit grüner Algennahrung, das andere in reinem Leitungswasser, also ohne jede Spur von geformter Nahrung aufgezogen. Während das erste Tier einen völlig normalen Eibildungsverlauf zeigte und am 4. Tage nach der Geburt die Eier in den Brutraum übertraten, entwickelte sich das Hungertier erstens sehr langsam (es wuchs im Laufe von 6 Tagen von 0,55 auf 0,79 mm, während das gutgenährte Schwestertier in 4 Tagen von 0,55 auf 0,86 mm anwuchs) und zweitens waren vom 3. Tage an die Nukleolen aller Keimzellen, der Ei- so-

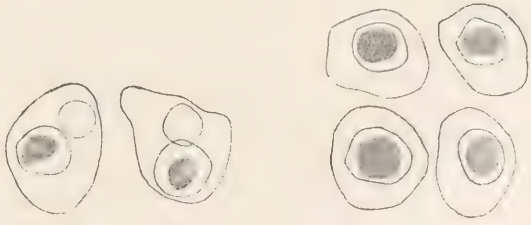
wohl als der Nährzellen kompakt geworden, ähnlich wie das oben schon für Tiere späterer Generationen geschildert worden ist. Sie behielten diese Form bis zum 6. Tage der Beobachtung, an dem etwas Nahrung zugesetzt wurde, um das Tier vor dem Eingehen zu bewahren. Hierauf wuchsen die Keimzellen bis zum 7. Beobachtungstage recht beträchtlich, die Nukleolen gelangten in der für die normale Entwicklung typischen Weise zur Auflösung, vermochten aber offenbar diese nicht mehr durchzuführen, da am nächsten Tage sämtliche Keimgruppen im Ovar zerfallen waren.

Ebenso verlief die Reaktion auf Nahrungsentziehung in einem zweiten Falle, in dem 13 Geschwistertiere in reinem Leitungswasser gehalten wurden. Zwölf von ihnen gingen schon am 2. Tage wohl infolge des Nahrungsmangels ein; nur eins, das von Anfang an größer und kräftiger als die anderen gewesen war, entwickelte sich weiter. Dabei zeigten sich während der ersten 4 Hungertage die Eizellnukleolen noch bis zu gewissem Grade aufgelockert. Erst am 5. Tage trat die typische Hungerreaktion ein: der Nukleolus wurde ganz kompakt. Um die Entwicklung der Eier bis zum fertigen Tiere verfolgen zu können, wurde wieder etwas Nahrung zugesetzt, worauf die Keimgruppen kräftig wuchsen und die Nukleolen den für die zweite Wachstumsperiode charakteristischen Typus annahmen. Offenbar war aber auch hier das Tier zu sehr geschwächt, um die Fähigkeit zur Ausbildung eines Eisatzes wieder zu erlangen; die Keimgruppen gingen auch hier auf dem Stadium der Zellverschmelzung zugrunde.

b) Wirkung der Temperatur:

Ebenso wie bei Nahrungsreduktion wird der Eizellnukleolus bei Herabsetzung der Temperatur (12° C), während der ersten Wachstumsperiode einfach und kompakt; er lockert sich aber dann während der zweiten Wachstumsperiode auf und es gelangen, wenn auch sehr langsam, fertige Eier zur Ausbildung. Wird den in der Kälte aufgezogenen Tieren auch die Nahrung entzogen, so wird der kompakte Nukleolus nicht nur seiner Oberfläche, sondern auch seiner Masse nach erheblich reduziert. Das tritt besonders hervor, wenn man das in der Fig. III, *1* abgebildete Stadium mit dem auf Fig. III, *2* dargestellten vergleicht.

Fig. III.



III, *1* III, *2*

*1*: 1. Wachstumsperiode Hunger bei 12° C.
*2*: 1. „ „ „ 20° C.

Ich konnte während der zahlreichen analog verlaufenden Beobachtungen an solchen Kälte-Hunger-Tieren niemals beobachten, dass derartige Keimzellen, auch wenn später Nahrung zugesetzt wurde, sich weiter entwickelten. Sie sind, so weit ich entscheiden konnte, stets entwicklungsunfähig. Die ihrer Masse nach nicht verkleinerten Nukleolen dagegen, wie wir sie bereits unter verschiedenen Verhältnissen auftreten sahen, bedingen nicht ohne weiteres ein Zugrundegehen der Keimgruppen. Sie sind, wenn man mit einem geringen Nahrungszusatz nachhilft, entwicklungsfähig. Das konnte ich vor allem auch an einer recht beträchtlichen Anzahl von Beobachtungen feststellen, die sich ihrem Wesen nach direkt an die Experimente mit hungernden Tieren angliedern:

c) Einfluss der Prädisposition des Tieres.

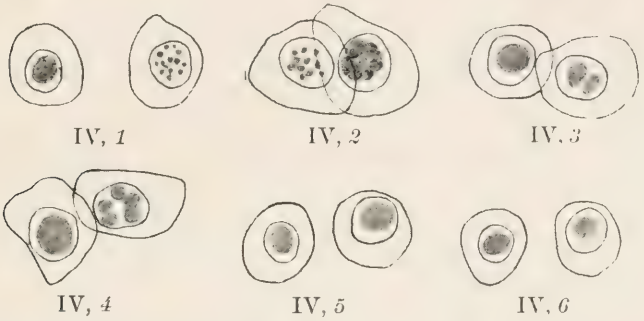
Bei Untersuchung größeren Materials ließ sich feststellen, dass es einige Fälle gibt, bei denen auch ohne die im Experiment gestellten Bedingungen und ohne Beziehung zu Generations- und Wurfzahl die für Hunger charakteristischen Erscheinungen sich zeigten. Die betreffenden Tiere waren in der Regel schon von vornherein auch in ihrem somatischen Verhalten daran kenntlich, dass sie kleiner waren als die unter gleichen Kulturbedingungen gehaltenen Schwestertiere, dass der Fettkörper nur sehr spärlich oder gar nicht entwickelt war, und dass der Darm, wenn er überhaupt gefüllt war, in wenig lebhafter Tätigkeit zu sein schien. Es handelte sich also um Tiere, die von vornherein alle die Erscheinungen zeigten, die bei den oben geschilderten Hungertieren erst experimentell erzeugt werden mussten. Sie kommen, soviel ich beobachten konnte, in allen Generationen und Würfen, ohne Ausnahme vor. Bei der Untersuchung gemeinschaftlich aufgezogener Geschwistertiere wird man sehr häufig, fast möchte ich sagen in der Regel, einzelne Individuen treffen, die in der geschilderten Weise hinter den andern in der Entwicklung zurückstehen, die ohne Beziehung zum Milieu das Verhalten von Hungertieren zeigen. So befand sich von 3 im gleichen Glase befindlichen Geschwistertieren das eine noch in der ersten Wachstumsperiode und wies in sämtlichen Keimzellen den einfachen kompakten Nukleolus auf, indessen von den beiden anderen das eine bereits einen fertigen Wurf im Brutraum trug, das andere wohl entwickelte, kurz vor der Reife stehende Keimgruppen zeigte.

In einem andern Falle waren 5 Geschwistertiere im gleichen Glase der Kälte ausgesetzt. Es ist aus Fig. IV unmittelbar zu ersehen, wie verschieden diese 5 Tiere auf die Bewirkung von außen reagierten, und es geht aus den zu der Abbildung gemachten Angaben ohne weiteres hervor, dass der aus der Figur erkennbare Auflösungsgrad der Eizellnukleolen zu der Größe des Einzeltieres

in Beziehung steht, dass ferner der Ausbildungsgrad des Fettkörpers — gut — mittel — oder mangelhaft — ebenfalls in direktem Verhältnis zu den beiden ersten Faktoren steht.

Gerade dieser letzte Umstand beweist, dass wir es hier mit einem, von Natur mangelhaft ausgestatteten Tiere zu tun haben: Beruhte die Kleinheit der Tiere auf nichts anderem als etwa einer individuellen Größendifferenz, wie sie überall im ganzen Organismenreich vorkommen, so müssten wir erwarten, dass der Ausbildungsgrad des Fettkörpers von dem der Schwestertiere gar nicht unterschieden, im Gegenteil eher stärker als schwächer entwickelt wäre, da ja ein kräftiges Wachstum sicherlich dazu beiträgt, auch den

Fig. IV.



IV, *1* IV, *2* IV, *3*

IV, *4* IV, *5* IV, *6*

*1*: Ausgangsmaterial 0,61 mm Länge.

Nach eintägiger Kältewirkung bei 12° C:

*2*: 0,64 „ „ . Fettkörper gut entwickelt.
*3*: 0,63 „ „ . „ mittelgut entwickelt.
*4*: 0,61 „ „ . „ „ „ .
*5*: 0,57 „ „ . „ fast völlig verschwunden.
*6*: 0,55 „ „ . „ „ „ „ .

Abbau des Fettkörpers zu beschleunigen, so dass rascher gewachsene Tiere auch einen stärkeren Verbrauch der Reservenahrug erkennen lassen würden. Die mangelhafte Ausbildung des Fettkörpers der im Wachstum zurückgebliebenen Tiere lässt also erst den Schluss zu, dass es die von Natur schlechtere Lebenslage des Tieres ist, auf die wir erstens seine Kleinheit und zweitens das Verhalten der Nukleolen zurückführen müssen. Auch der Zustand des Darmes lässt meistens einen direkten Schluss auf den allgemeinen Kräftezustand des Tieres zu. Alle erstgenannten Momente sind meist mit einer quantitativ oder qualitativ mangelhaften Ernährung verknüpft, die aber nicht, wie die oben angeführten Beispiele gezeigt haben, in dem Zustand und der Menge der gebotenen Nahrung ihre Ursache haben, sondern offenbar in der herabgesetzten Vitalität des Tieres. Besonders auffallend wurde das an Beobachtungen von mangelhaft ausgestatteten Tieren, die ich anfangs hauptsächlich in 12° und 15° C, dann auch gelegentlich bei höheren Tem-

peraturen machen konnte. Die grüne Algennahrung hatte offenbar den größten Teil des Darmtraktes unverdaut passiert und lag nun in der Biegung des Enddarms gestaut, wo sie auch offenbar nicht mehr verdaut werden konnte, wie an der völlig unveränderten Konsistenz der kleinen Algen ersichtlich war. Nach Biedermann (Winterstein's Handbuch der Physiologie, Bd. II, Teil 7) findet ja auch der eigentliche Verdauungsprozess ausschließlich im Mitteldarme der Cladoceren statt.

Dass die Keimzellen aller derartiger Tiere dieselben Erscheinungen zeigten, die auch durch direkte Nahrungsentziehung hervorgerufen werden, ist nach allem, was eben gesagt wurde, selbstverständlich.

Andererseits kann es auch wieder die günstigere Gesamtverfassung des Tieres sein, die es in seinen Reaktionen von den Geschwistertieren unterscheidet. Das zeigt das Tier, von dem schon oben gelegentlich der Hungerwirkungen die Rede war, und das als einziges von 13 Schwestertieren die extremen Hungerbedingungen zu ertragen vermochte. Dieses Tier war, was Größe, Zustand des Fettkörpers u. s. w. betrifft, von vornherein allen Schwestern sichtlich überlegen und aus diesem Vorsprung, dessen Ursachen natürlich unkontrollierbar sind, erklärt es sich wohl, dass es sich in seiner Widerstandsfähigkeit gegen das ungünstige Milieu so auffallend von seinen Schwestern unterschied.

Wenn es durch derartige Beobachtungen anfangs scheinen musste, als ob die Unterscheidung von Hunger-Kältenukleolen einerseits und normalen Nukleolen andererseits eine ganz willkürliche sei, da ja auch in „Normalkulturen" derartige Bildungen auftraten, so erwies sich im Gegenteil mit der Erkenntnis, dass es sich hier um Formen handelt, die von Natur schwach sind, diese Unterscheidung als durchaus gesetzmäßig und begründet.

Von Interesse ist vielleicht die Beobachtung, dass derartige Formen sich bereits unter den aus dem Ephippium stammenden Tieren finden. Leichte Unterschiede im Ausbildungsgrad des Fettkörpers, gepaart mit Größendifferenzen, weisen auch hier schon auf Individualdifferenzen hin, die in dem völligen Mangel des sonst bei $M_0^0$-Tieren besonders stark entwickelten Fettkörpers ihren äußersten Grad erreichen. Überflüssig zu sagen, dass bei solchen Tieren sämtliche Nukleolen das typische Aussehen des Hungernukleolus bekommen (vgl. Fig. II, 2). „Verdauungsstörungen" können bei solchen Tieren, die eben erst aus dem Ephippium kommen, unfraglich nicht für die Schwächeerscheinungen verantwortlich gemacht werden. Dagegen zeigt es sich, dass, soweit ich beobachten konnte, alle diese Tiere erst erheblich später in der Kultur auftraten, als die normal sich verhaltenden Tiere. Im Thermostaten von 24° C finden sich gewöhnlich die ersten ausgeschlüpften Tiere vereinzelt bereits nach

4 Tagen; am 6. oder 7. Tage steigt dann die Zahl außerordentlich, das Maximum kann wohl auch noch bis zum 10. Tage anhalten, dann sinkt die Frequenz aber ebenso rapide wie sie gestiegen war, und wieder treten nur ganz vereinzelte Individuen in dem Glase auf. 5 Wochen nach dem Ansetzen der Ephippien fand ich noch eben ausgeschlüpfte Tiere in dem stets sorgfältig beobachteten Glase vor. Und eben diese Spätlinge, etwa von der 2. Woche nach dem Ansetzen an, waren es, die sich durchweg als mangelhaft ausgestattet erwiesen.

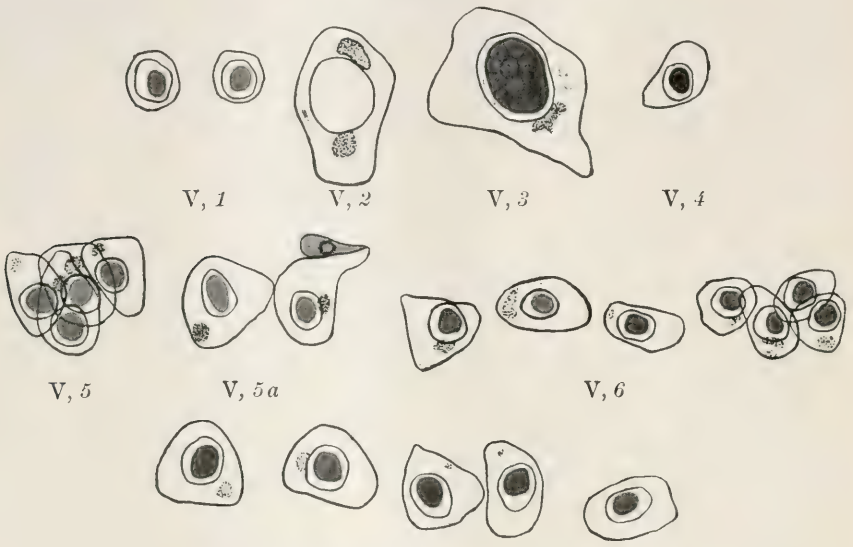
Es ist nicht ganz unwichtig, das Vorkommen solcher Individualdifferenzen zu betonen. Denn sicherlich lassen sich manche Widersprüche in den experimentellen Resultaten, viele zunächst unverständliche Reaktionen auf derartige primäre Unterschiede bei Geschwistertieren zurückführen. Es ist klar, dass es auch für den Verlauf des Zyklus von Bedeutung sein muss, welchem Typus das ursprüngliche Ausgangstier angehört und dass hier eine Nichtbeachtung der vorliegenden Verhältnisse experimentelle Resultate ebenso verwirren kann, wie die Versuche mit Geschwistertieren, die auf ihren Gesamtzustand nicht vorher untersucht wurden. Zumindest muss man daraus die Forderung ableiten, bei allen Experimenten das Versuchsmaterial unter allen Umständen genau zu prüfen, wenn man zu gültigen Resultaten aus wirklich vergleichbaren Versuchsreihen kommen will. Ein Blick in die Tabellen der bisherigen experimentellen Untersuchungen genügt, um zu zeigen, dass wir hier beträchtliche Schwankungen beobachten können, wie sie dem biologischen Experiment im Gegensatz zum physikalisch-chemischen eigentümlich sind. Genau genommen sind eben die Versuchsbedingungen im biologischen Experiment nie ganz gleich, jedes Versuchstier bringt seinen eigenen Bedingungskomplex mit und nur durch eine sehr große Zahl von Experimenten oder aber möglichst sorgfältige Prüfung des Ausgangsmaterials ist es möglich, die Fehlergrenzen einzuschränken.

### d) Intravitale Färbung mit Neutralrot.

In Ergänzung der vorstehenden Mitteilungen seien noch kurz die Beobachtungen wiedergegeben, die ich an intravital gefärbtem Material machen konnte (Fig. V). Bei intravitaler Färbung mit Neutralrot (es wurde nach den Fischel'schen Angaben eine sehr schwache weingelbe Lösung verwendet), die ich in der Absicht ausführte, etwas über die Natur des von Weismann beschriebenen „blasigen Epithelgewebes" im Ovar zu erfahren, fiel auf, dass auf einem bestimmten, recht frühen Wachstumsstadium des Ovars in allen Keimzellen ein scharf umschriebener Plasmabezirk, anfangs nur schwach, dann aber immer stärker den Farbstoff speichert. Diese Bildung hält an bis zu dem Augenblick, in dem das Eigen-

wachstum der Keimzellen aufhört. Von dem Zeitpunkte an, wo das Wachstum der Eizellen nur noch auf Kosten der Nährzellen geschieht, also am Ende der zweiten Wachstumsperiode, ließ sich keine intravitale Färbung mehr im Ovar erzielen.

Fig. V[1]).




*1—5* Eientwicklung bei Neutralrotzusatz.
*1*; 24./I. Noch ungefärbt.
*2* u. *3*; 25./I., 26./I. Während des Wachstums starke Färbbarkeit.
*4*; 27./I. Junge Oocyten der 2. Eibildung (Eizellnukleolus kompakt).
*5*; 28./I. Wiederum mit beginnendem Wachstum starke Färbbarkeit (bei *5* a eine der Keimzelle anliegende Drüsenzelle).
*6—8* Ebenfalls Entwicklung unter Einwirkung von Neutralrot.
*6* u. *7*; 20./I., 21./I. In der wachsenden Keimzelle wird Neutralrot gespeichert.
*8*; 22./I. In der geschädigten, nicht weiter wachsenden Keimzelle verschwindet die Färbung.

Fig. V, *1* bis *8* stellen diese Verhältnisse für zwei Einzelfälle, zwei Geschwistertiere, dar, von denen das eine (*1—5*) bis zur Ablage des ersten Wurfes und Ausbildung des zweiten Eisatzes beobachtet werden konnte, während das andere (*6—8*) gar nicht zur Ausbildung eines Wurfes gelangte und nach dreitägiger Beobachtung einging. Es handelte sich also im zweiten Falle um eine Schwächeform, was auch in der relativ geringen Wachstumsgröße zum Ausdruck kommt. Während das eine Tier innerhalb 3 Tagen von 0,66 auf 0,77 mm heranwuchs, wuchs das schwächere Schwestertier nur von 0,65 auf 0,67 mm. Dementsprechend war bei dem letzteren Tier der Fettkörper schlecht entwickelt, der Darm mangelhaft gefüllt und, wie

1) Die intravital gefärbten Plasmabezirke sind in der Abbildung schwarz wiedergegeben.

aus der Fig. V, *6* hervorgeht, von Anfang an der Eizellnukleolus kompakt. Bei dem kräftigen Tiere wurde der Eizellnukleolus ebenfalls, jedoch erst bei der zweiten Eibildung, kompakt. Hieraus lässt sich wohl schließen, dass das Neutralrot in ähnlicher Weise schädigend wirkt, wie die vorher besprochenen Faktoren.

Gleichzeitig zeigt dieses Experiment, wie eng das Auftreten des kompakten Nukleolus mit Wachstumshemmungen zusammenhängt. Die Neutralrotfärbung hält, wie wir oben gesehen haben, und wie es in Fig. V, *1—5 a* dargestellt ist, während der ganzen Wachstumsperiode des Eies an, bis zu dem Augenblick, wo das selbständige Wachstum des Eies aufhört. Im Gegensatz hierzu zeigen die in Fig. V, *6—8* abgebildeten Keimzellen des schwächeren Tieres die Neutralrotfärbung überhaupt nur sehr schwach, und wir sehen sie auf einem Stadium verschwinden, wo das normale Keimzellenwachstum noch lange nicht beendet sein sollte. Das stimmt nun genau mit der Tatsache überein, dass das Wachstum dieses Tieres, wie oben erwähnt, während der Beobachtung ganz gering war, und dass auch die Keimzellen in der gleichen Zeit, in der das Schwestertier seinen ersten Wurf ausbildete, kaum sichtbar wuchsen, wie die Abbildung V, *6—8* zeigt. Wir können daraus also schließen, dass die Fähigkeit, intra vitam Farbstoffe zu speichern, eine Eigentümlichkeit des wachsenden Eies ist, wobei es offen bleiben muss, ob die gefärbten Plasmabezirke Stoffwechselendprodukte oder im Gegenteil eine Art Reservestoffspeicher oder was sonst sie darstellen. Bleibt die Neutralrotfärbung in der Periode aus, in der normalerweise das Ei wächst, so ist als ein Zeichen dafür anzusehen, dass die Zelle ihre Stoffwechseltätigkeit eingestellt oder wenigstens stark vermindert hat. Die geringe Färbbarkeit mit Neutralrot ist daher in dem in Fig. V, *6—8* dargestellten Falle ein weiterer Beweis dafür, dass Wachstumshemmungen und das Auftreten des kompakten Nukleolus eng miteinander verknüpft sind.

Es würde zu falschen Vorstellungen führen, wollte man die oben geschilderten Vorgänge als unabänderliche, stets das gleiche Bild ergebende Geschehnisse ansehen. Ich habe oben schon betont, dass das biologische Experiment eine sehr große Mannigfaltigkeit von Versuchsbedingungen bietet, denen eine große Mannigfaltigkeit von Reaktionen entspricht. So ist es klar, dass die Anwendung gleicher Faktoren keineswegs immer zu den gleichen Resultaten führt. Bei einer Schwächeform wird Verschlechterung des Milieus die Gestalt des Nukleolus anders beeinflussen, als bei einem von Natur gut veranlagten Tier. Bei dem einen Tier geht die Veränderung sehr rasch, bei dem anderen sehr langsam von statten, oder führt wohl auch gar nicht zu der Endform des kompakten Nukleolus. Da der von außen wirkende Faktor stets der gleiche ist, so müssen derartige vermittelnde Formen als Resultat

des Zusammenwirkens von konstantem Außenfaktor und variablem Innenfaktor gewertet werden. Sie spiegeln getreu den jeweiligen physiologischen Gesamtzustand des Tieres wieder und lassen sich natürlich in beliebiger Anzahl zwischen die beiden Endpunkte der Reihe der Eizellnukleolenformen einordnen. Auch an die oben erwähnte Tatsache, dass die Nährzellnukleolen der ex-Ephippio-Weibchen, deren Ausstattung vom Dauerei her besonders gut ist, eine relativ starke Oberflächenvergrößerung erfahren, möge in diesem Zusammenhange noch einmal erinnert werden.

Demnach haben wir, wenn wir ein vollständiges Bild der bisher mitgeteilten Beobachtungen gewinnen wollen, folgende Tatsachen im Auge zu behalten:

Während einer bestimmten Wachstumsperiode unterscheidet sich der Eizellnukleolus durch beträchtliche Oberflächenvergrößerung von den Nährzellnukleolen.

Dieser Unterschied kann verwischt werden, nach der einen Seite hin durch Oberflächenvergrößerung der Nährzellnukleolen, nach der anderen Seite hin durch Oberflächenverkleinerung des Eizellnukleolus.

Diese Verkleinerung kann ein Maximum annehmen, das zur Entwicklungsunfähigkeit führt. Zwischen diesem Typus und dem normalen Typus bestehen alle Übergangsformen.

Als Korrelat dieser Erscheinungen und wahrscheinlich in ursächlichem Zusammenhange mit ihnen erkannten wir die Intensität des Stoffwechsels:

1. Die Oberflächenvergrößerung der Nährzellnukleolen fand sich nur bei besonders gut ausgestatteten Tieren, vor allem bei denen, die dem Ephippium entschlüpft waren.
2. Die Oberflächenverkleinerung des Eizellnukleolus ließ sich unter den verschiedensten Verhältnissen konstatieren, die einer Herabsetzung der Stoffwechselintensität entsprechen. Das waren:
   a) Alter des Tieres,
   b) Alter des Zyklus,
   c) Hunger,
   d) Kälte,
   e) mangelhafte, vielleicht pathologische Prädisposition des Tieres, wie sie sich etwa in abnorm langer Entwicklungsdauer im Ephippium äußert,
   f) Schädigungen auf chemischem Wege, wie sie vielleicht in der Einwirkung von Neutralrot gegeben sind.

Erinnern wir uns nun der Ausgangsfragestellung, „welche morphologischen Veränderungen im Verlauf der Eibildung lassen sich mit der Tendenzänderung des Zyklus, mit dem allmählichen Übergang von ein- zu zweigeschlechtlicher Fortpflanzung in Verbindung

bringen?", so fällt zunächst auf, dass die vier, die Veränderungen des Nukleolus bedingenden Punkte a—d genau dieselben sind, die sich im Experiment als geschlechtsbestimmend, besser als bestimmend für das Auftreten der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung erwiesen haben. Es würde also sehr nahe liegen, das Auftreten kompakter Nukleolen als Charakteristikum für den Übergang der Tiere zur Bisexualität zu betrachten. Freilich können wir nicht erwarten, aus allen Keimgruppen mit kompakten Einukleolus Sexualtiere hervorgehen zu sehen. So wenig wie im Experiment das Auftreten von Sexualtieren obligatorisch an verschlechterte Existenzbedingungen geknüpft ist, ebensowenig werden die kompakten Nukleolen, die wir als Begleiterscheinung verschlechterter Existenzbedingungen kennen gelernt haben, als Merkmale sexuparer Weibchen anzusehen sein. Wir können bisher nur konstatieren, dass die Phänomene am Nukleolus mit den Erscheinungen parallel gehen, die für die Sexualtendenzänderung als Ursache verantwortlich gemacht worden sind.

Im folgenden Kapitel wird eine Reihe von Erscheinungen zu besprechen sein, die vielleicht geeignet sind, den Parallelismus der Sexualtendenzänderung und der Nukleolenform noch deutlicher zu erweisen.

## VI. Bildung des Dauereis.

Die Bildung des befruchtungsbedürftigen Dauereis stellt den Endpunkt einer Reihe dar, als deren Ausgangspunkt der normale Eibildungsmodus im Sinne der anfangs gegebenen Darstellung zu betrachten ist. Wir müssen uns daher, um Übergangsformen richtig einreihen zu können, mit den Eigentümlichkeiten des Dauereibildungsprozesses beschäftigen. Auch hier sind wir über die fundamentalen Tatsachen durch Weismann unterrichtet, der feststellte, dass die Bildung eines Dauereis durch die Resorption einer großen Anzahl von Keimgruppen (den sogen. sekundären Nährzellen, im Gegensatz zu den drei primären, die auch in der Sommereibildung zu jeder Eizelle gehören) erfolgt. Bekannt ist ferner, dass die Dauereikeimgruppe bei einer großen Zahl von Cladoceren stets nur an einer bestimmten Stelle des Ovars sich bildet. Sie folgt unmittelbar auf das Keimlager und ist an ihrer die übrigen Keimgruppen übertreffenden Größe und an der Abscheidung des typischen Dauerdotters erkennbar.

Auch bei *Moina rect.* findet man die Dauereikeimgruppe stets an dieser Stelle, und es ließ sich feststellen, dass sie sich schon in ihrer ersten Anlage an drei Merkmalen von den übrigen Keimgruppen unterscheiden lässt (Fig. VI).

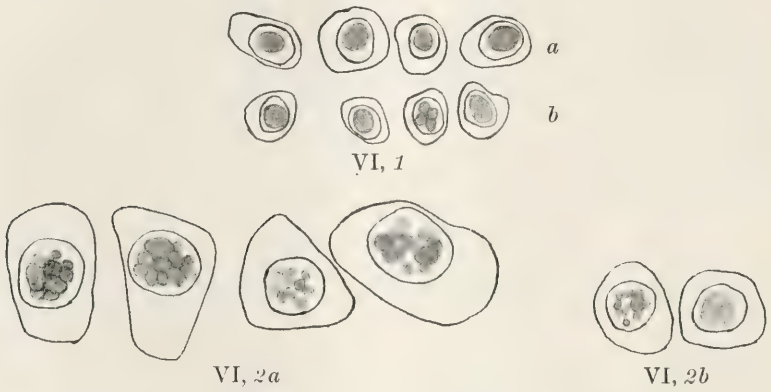
Erstens ist sie von dem Zeitpunkt ab, auf dem überhaupt Keimgruppen unterschieden werden können, obwohl sie ihrer Lage

nach als jüngste Keimgruppe betrachtet werden muss, wie schon erwähnt, sichtlich größer als die Schwesterkeimgruppen (vgl. VI*a* u. *b*).

Zweitens zeigten sämtliche Nukleolen den kompakten Typus im Gegensatz zu den sekundären Nährzellkeimgruppen, die wie gewöhnlich während der ersten Wachstumsperiode mit drei kompakten und einem aufgelösten Nukleolus ausgestattet sind. Abweichungen des Dauereinukleolus von der völlig kompakten Form waren stets sehr unbedeutend und äußerten sich meist nur im Auftreten der gelappten oder sonstwie unregelmäßigen Form des Nukleolus; höchstens aus zwei Stücken bestehende Nukleolen wurden beobachtet.

Drittens: Regelmäßig war die Eizelle und ebenso Eizellkern und Eizellnukleolus erheblich kleiner als die Nährzellen und ihre Bestandteile[2]).

Fig. VI.




VI, *1*

VI, *2a* VI, *2b*

*1*: Junge Dauereikeimgruppe. *a* Dauereikeimgruppe, *b* Nährzellen.
*2*: Ältere Dauereikeimgruppe. *a* und *b* wie oben.

Bis zu einem gewissen Zeitpunkt bestehen die Größenverhältnisse zwischen Dauereikeimgruppe und sekundären Nährzellkeimgruppen einerseits, zwischen Eizellen und primären Nährzellen andererseits, in der beschriebenen Weise weiter, bis schließlich primäre und sekundäre Nährzellen resorbiert werden, der Eizellkern die Kerne der Nährzellen stark überwächst, und in der Eizelle der Dauerdotter abgelagert wird.

Die Nukleolen aller vier Keimzellen bestehen um diese Zeit, ebenso wie in der entsprechenden Periode der Sommereibildung (zweite Wachstumsperiode), aus vielen kleinen gehäuften Einzelkügelchen (Fig. VI, *2*).

Von den drei oben angeführten konstanten Merkmalen der frühen Dauereianlage ist uns das eine, die kompakte Beschaffen-

2) Dieses Charakteristikum der Dauereikeimgruppe lässt sich bereits auf einer von Spengel angefertigten Zeichnung der Dauereibildung bei Evadne erkennen, die in der Weismann'schen Abhandlung VII, Tafel X, Fig. 23, veröffentlicht ist.

heit aller Nukleolen, eine aus dem ersten Teile der Untersuchungen wohlbekannte Erscheinung. Wir hatten schon dort auf die auffällige Korrelation der Nukleolenform und der Sexualtendenzänderung bei verschlechterten Existenzbedingungen hingewiesen. Das konstante Auftreten des kompakten Nukleolus in der Dauereikeimgruppe legt den Gedanken an eine derartige Beziehung wiederum recht nahe. Gerade bei *Moina rect.* ist auch die Möglichkeit einer Kontrolle eines derartigen Zusammenhanges gegeben.

Bekanntlich bildet *Moina rect.* im Gegensatz zu den meisten anderen Cladocerengattungen nur in einem Ovar ein Dauerei aus, das in das einkammerige Ephippium übertritt. Es gibt vereinzelte Fälle, in denen in beiden Ovarien gleichzeitig Dauereikeimgruppen auftreten, von denen aber entweder die eine rückgebildet, oder aber, wenn sie etwa hinter der anderen im Wachstum zurückblieb, bald nach dem ersten Dauerei abgelegt werden kann. Im allgemeinen aber wird man, wenn in dem einen Ovar ein Dauerei angelegt wird, das Ovar der anderen Seite immer in Sommereibildung treffen. Ist nun der Umschlag in der Sexualtendenz tatsächlich mit der Veränderung der Nukleolen verknüpft, so wird man erwarten müssen, dass die Nukleolen der Eier die in dem nicht Wintereier bildenden Ovar sich ausbilden, in den kritischen Stadien einheitlich und kompakt bleiben. Meine diesbezüglichen Beobachtungen ergaben nun in der Tat in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle (80%) das erwartete Resultat, so dass die oben erschlossene Beziehung zwischen Bisexualität und Nukleolenform von dieser Seite her als gestützt betrachtet werden kann.

Wenn in einzelnen Fällen statt dessen auch Keimzellen mit typischen, d. h. multinukleonären Eizellen beobachtet wurden, so wird das zwar die Gültigkeit des Satzes, sofern sie auf diese Bestätigung gestützt ist, einschränken, braucht sie aber nicht aufzuheben, wenn man bedenkt, welche große Menge von nicht immer kontrollierbaren Faktoren mit der Änderung des Nukleolencharakters verknüpft sind. Jedenfalls ist auch hier das gleichzeitige Auftreten von Gamogenese und kompakter Eizellnukleolenform auffallend und erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass beide Erscheinungen von einem und demselben Faktor verursacht werden, dass das Auftreten kompakter Nukleolen in der Tat der morphologische Ausdruck der physiologischen Veränderungen ist, die schließlich zum Auftreten von dauereibildenden Weibchen führen.

Die Wahrscheinlichkeit eines derartigen Zusammenhanges wird noch erhöht, wenn wir nun auch die beiden anderen Punkte unserer Charakteristik der Dauereikeimgruppen mit in den Kreis der Betrachtungen ziehen. Wenn zwischen der Bildungsweise des befruchtungsbedürftigen Eies und dem so sehr viel einfacheren Bildungsmodus der parthenogenetischen Eier eine kontinuierliche Reihe

von Übergängen existiert, wie das die Beschaffenheit der Nukleolen wahrscheinlich macht, dann müssen wir erwarten, dass auch für die beiden anderen Merkmale der Dauereikeimgruppe — das Kleinbleiben der Eizelle und den Größenunterschied zwischen der Dauerei- und den anderen Keimgruppen — Übergangsformen zu der Bildung des parthenogenetischen Eies bestehen. Und in der Tat finden sich auch im Verlaufe der Sommereibildung Keimgruppen, bei denen Eizelle und Eikern kleiner sind als die Nährzellen und ihre Kerne, Keimgruppen, die ihrem Baue nach genau wie Dauereikeimgruppen aussehen, sich aber dennoch parthenogenetisch entwickeln. Eine solche dauereiähnliche Keimgruppe stellt Fig. VII dar.

Fig. VII.

VII, *1* VII, *2*

*1* Dauereiähnliche Kgr. *2* Zugehörige normale Kgr.

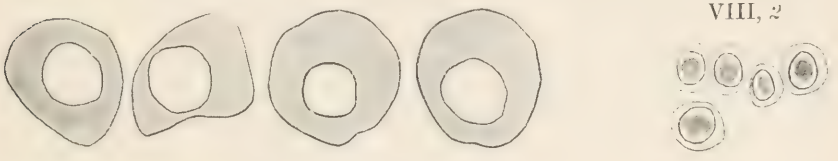
Die Größendifferenz zwischen der Eizelle und den Nährzellen war bis zum vierten Tage deutlich, dann begann die Abscheidung des lilafarbenen Eidotters. Leider konnte das weitere Schicksal der Eier nicht verfolgt werden, da das Muttertier starb, ehe das Geschlecht der Embryonen im Brutraum erkannt werden konnte. Doch geben uns andere Beobachtungen über diesen Punkt Aufschluss: Das Beobachtungstier 248 zeigte zwischen mehreren normalen eine Keimgruppe, deren Eikern und Zelle kleiner geblieben war als die der dazu gehörenden Nährzellen. Nach Ablagerung der Eier in den Brutraum ließ sich nun deutlich erkennen, dass der Eisatz aus fünf größeren und einem sehr kleinen Ei bestand, das mit sehr großer Wahrscheinlichkeit als Produkt der dauereiartigen Keimgruppe betrachtet werden kann. Da auch dieses Tier vor Beendigung der Embryonalentwicklung starb, konnte auch hier noch keine Sicherheit über die Bedeutung der dauereiähnlichen Keimgruppe für das Geschlecht der Nachkommen gewonnen werden. Immerhin war deutlich sichtbar, dass während der ganzen Entwicklungsdauer einer der Embryonen wesentlich kleiner blieb als die Schwestertiere.

Gewissheit über das Schicksal der abweichend gebauten Keimgruppe gaben folgende Beobachtungen: In einem Ovar lagen zwei normale Keimgruppen, im andern fand sich neben einer Normalkeimgruppe eine dauereiähnliche Keimgruppe. Der Wurf des betreffenden Tieres bestand aus vier Weibchen, von denen drei normale junge Keimgruppen ausbildeten, eins dagegen eine typische

Dauereikeimgruppe zeigte. Es ist also in diesem wie in allen anderen entsprechenden Fällen, aus der dauereiähnlichen Keimgruppe der Mutter ein befruchtungsbedürftiges Tochtertier hervorgegangen.

Eine Ausnahme von diesem, wie ich glaube, typischem Schicksale der dauereiähnlichen Keimgruppe schien anfangs die Embryonalentwicklung des Beobachtungstieres 193 a (Fig. VIII) zu machen. Aus zwei dauereiähnlichen Keimgruppen (Fig. VIII, *1*) waren zwei Weibchen hervorgegangen, die ich, da sie die Dauereikeimgruppen zeigten, für befruchtungsbedürftige Weibchen hielt. Am nächsten Beobachtungstage war jedoch die Dauereikeimgruppe nicht mehr zu erkennen, und die Bedeutung der dauereiähnlichen Keimgruppe war damit wieder in Frage gestellt.

Fig. VIII.




*1*: Dauereiähnliche Keimgruppe. *2*: Dauereiähnliche Keimgruppe des aus dieser entstandenen Tochtertieres. Sie gelangt nicht zur typischen Weiterentwicklung, weil sie kleiner ist als die vor ihr liegenden sekundären Nährzellen (*2 a*).

Man muss den letzten Punkt der Charakteristik der Dauereikeimgruppe berücksichtigen, wenn man diesen Widerspruch lösen und den Zusammenhang der besprochenen Tatsachen herstellen will.

Die erste Bedingung für die Ausbildung des Dauereis war, wie wir oben gesehen haben, die, dass die Dauereikeimgruppe größer ist als die sekundären Nährgruppen, wie das auch in Fig. VI zum Ausdruck kommt. Vergleichen wir dagegen die in Fig. VII abgebildete dauereiähnliche und die vor ihr liegende normale Keimgruppe, so sehen wir zwischen beiden keinen derartigen großen Unterschied. Die dauereiähnliche Keimgruppe ist entweder ebenso groß wie die vor ihr liegenden Keimgruppen (Fig. VII), oder sie ist — und das ist in dem letzten Beispiele Fig. VIII, *2* der Fall — kleiner als diese. Wenn wir sehen, dass in dem ersten Fall Weibchen mit befruchtungsbedürftigen Eiern entstehen, im anderen Falle die dauereiähnliche Keimgruppe rückgebildet wird (wie das tatsächlich jedesmal der Fall war, wenn die dauereiähnliche Keimgruppe kleiner war als die vor ihr liegende Keimgruppe), so muss es als wahrscheinlich angesehen werden, dass die betrachteten Tatsachen in folgender Weise sich verknüpfen lassen:

1. Unter den oben aufgezählten Bedingungen, die zur Verschlechterung des Milieus und damit zur Herabsetzung der

Stoffwechselintensität beitragen, wird der Eizellnukleolus kompakt, während er unter günstigen Verhältnissen aus mehreren Einzelstücken zusammengesetzt ist.

2. Bleibt außerdem der Eizellnukleolus sowie der Eizellkern und die Eizelle selbst kleiner als die Nährzellen und ihre entsprechenden Teile, so erhalten wir die dauereiähnliche Keimgruppe, zu deren Entwicklung drei Möglichkeiten sich bieten:
   a) sie bleibt kleiner als die übrigen Keimgruppen, dann ist sie durch ihre spätere Entwicklung nicht mehr besonders gekennzeichnet (Fig. VIII, *2*),
   b) sie ist ebenso groß, dann entsteht aus ihr ein kleines, nicht befruchtungsbedürftiges Ei, das sich in der Regel zu einem befruchtungsbedürftigen Weibchen entwickelt,
   c) sie ist größer als die Nährzellkeimgruppen; dann bildet sich die regelrechte Dauerkeimgruppe aus.

Freilich wird nur noch eine größere Zahl von diesem Gesichtspunkte aus gemachter Beobachtungen darüber entscheiden können, inwieweit diesen Überlegungen allgemeine Gültigkeit zukommt, ob die einzelnen hier erwähnten Fälle als typische Vertreter der oben mitgeteilten Entwicklungsvorgänge anzusehen sind, welche Zwischenformen sich finden lassen, oder ob nicht überhaupt noch schärfer charakterisierbare Grenztypen zu finden sind. Vor allem aber wird es nötig sein, die Entwicklung der männlich determinierten Eier von Anfang an zu verfolgen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass ähnliche Erscheinungen dabei eine Rolle spielen, wie bei der Ausbildung eines Dauerweibchens. Meine Bemühungen, den Vorgang von diesem Gesichtspunkte aus zu verfolgen, hatten bisher leider ein durchaus negatives Ergebnis. Ich kann nur darauf hinweisen, dass ich bei der Beobachtung solcher Weibchen, die bereits einen männlichen Wurf hinter sich hatten (auf den aber in meinen sämtlichen Beobachtungsreihen zufällig ein parthenogenetisch-weiblicher folgte), in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bei der im Ovar befindlichen zweiten Ovulation kompakte Nukleolen vorfand. Zweitens ist bei solchen Weibchen die ihrer Genealogie nach mit einiger Wahrscheinlichkeit als Männchen gebärende zu betrachten waren, sehr häufig ein kleiner, länglicher und offenbar sehr flacher Eizellkern beobachtet worden, so dass es den Anschein hat, als sei vielleicht eine derartige Form mit der Ausbildung eines männlich determinierten Eies verknüpft. Die Entscheidung hierüber muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Es liegt sehr nahe, die oben beschriebene Form der dauereiähnlichen Keimgruppen mit der „Abortiv-Dauereikeimgruppe“ in Beziehung zu setzen, die bereits Lubbock beobachtete, und die dann Weismann als „schwerwiegenden Beweis“ für die Richtig-

keit seiner Theorie von der Entstehung der zyklischen Fortpflanzung der Cladoceren heranzog, ein Beweis, der durch die statistischen Beobachtungen von Scharffenberg's illusorisch gemacht wurde. Es scheint allerdings, als ob die Abortiv-Dauereikeimgruppe (abgekürzt Akgr.) dieselben Eigentümlichkeiten besäße wie die dauereiähnliche Keimgruppe. Bei *Daphnia pulex* „charakterisiert sie sich einmal durch ihre Lage weit hinten am Ventralrand des Eierstocks, dann durch bedeutendere Größe als die vor ihr gelegenen Keimgruppen und schließlich durch die gegenseitige Lagerung ihrer Zellen, von welchen die dreieckige Eizelle stets ventral liegt, mit der Hypotenuse ventralwärts, während auf den beiden Katheten die drei Nährzellen aufliegen" (Weismann, Abhandlung VII, Nachtrag). Sie unterscheidet sich von der bleibenden Dauereikeimgruppe nur durch ihr Schicksal, da sie, nachdem sie „bis zur Ablagerung des feinkörnigen Dotters heranwuchs", verschwindet, indem sie sich „auflöst".

Einen solchen „Auflösungsprozess" konnte ich bei *Moina rect.*, wie oben ausgeführt, nur dann konstatieren, wenn die Dauereikeimgruppe kleiner blieb als die übrigen Keimgruppen. Da nun bei *Daphnia pulex* als Charakteristikum der Dauereikeimgruppe, wie der, ihr äußerlich ganz gleichen Akgr. im wesentlichen der Größenunterschied gegenüber den vor ihr gelegenen Keimgruppen gilt, so ergibt sich daraus ohne weiteres, dass jedenfalls eine Identifizierung beider Erscheinungen nicht vorgenommen werden kann.

Dagegen spricht auch, dass auch bei *Moina* außerdem noch typische, abortierende Dauereier vorkommen, Dauereier, die bereits braunen Dotter abgeschieden haben und dann zugrunde gehen. Derartige Erscheinungen stimmen freilich genau mit denen bei *Daphnia pulex* und *D. magna* überein. Ich kann über ihr Vorkommen und ihre Bedeutung bei *Moina rect.* nichts näheres aussagen, da ich sie nur ganz gelegentlich beobachtete und nur konstatieren konnte, dass sie für das Geschlecht der Nachkommenschaft bedeutungslos sind. Dies scheint auch nach von Scharffenberg bei *Daphnia magna* so zu sein: Wie aus seinen Protokollen hervorgeht, besaß zwar immer wieder die Nachkommenschaft derjenigen Weibchen, die die Akgr. zeigten, die Abortiv-Dauereikeimgruppe; aber Dauereier scheinen aus ihr nicht hervorgegangen zu sein.

Immerhin scheint vielleicht diese Tatsache auf einen physiologischen Zusammenhang der dauereiähnlichen Keimgruppe und der Akgr. zu deuten. Wie wir sahen, kann auch bei *Moina* aus einer dauereiähnlichen Keimgruppe anstatt des befruchtungsbedürftigen Weibchens ein Weibchen mit einer dauereiähnlichen Keimgruppe entstehen (vgl. Fig. VIII). In dieser Weise können, funktionell wenigstens, die dauereiähnlichen Keimgruppen und die Akgr. den-

noch in Verbindung gebracht werden. Bei *Moina* ist es eben möglich, dadurch, dass noch zwei andere Merkmale die Dauereikeimgruppe kennzeichnen, sie auch dann zu erkennen, wenn der Größenunterschied zwischen ihr und den übrigen Keimgruppen nicht ausgebildet ist.

Die Abortiv-Dauereikeimgruppe kann demnach vielleicht als ein weiteres Bindeglied der Entwicklung, die vom parthenogenetischen Sommerei über die mit kompakten Einukleolus sich vollziehende Eibildung und die dauereiähnliche Keimgruppe zur Ausbildung des endgültigen Dauereis führt, betrachtet werden.

## VII. Weitere Veränderungen.

### a) Quantitativer Art.

#### 1. Messungen an Keimzellen (Prüfung auf K/P).

Issakówitsch und Popoff haben bereits darauf hingewiesen, dass der Generationszyklus der Cladoceren mit dem Lebenszyklus einer in reiner Linie gezüchteten Protozoenkolonie große Ähnlichkeit hat. Sie vermuten daher, dass auch bei Cladoceren im Verlaufe des Zyklus und bei Abänderungen der äußeren Bedingungen Änderungen der Kernplasmaspannung auftreten, die wie beim Protozoenzyklus zur Bildung geschlechtlicher Generationen führen. von Scharffenberg fand bei gleichaltrigen, hungernden Tieren am ausgebildeten Ei die gleiche Größe für Kern und Zellkörper wie bei gutgenährten. Er weist daraufhin die von Issakówitsch und Popoff geäußerte Ansicht zurück.

Wenn auch die unregelmäßige Form der Keimzellen und vor allem der wachsende Dotterreichtum des reifenden Eies jede Messung sehr fragwürdig machen, so versuchte ich doch, die Frage auch an meinem Material zu prüfen.

Gemessen wurde jeweils der Flächeninhalt des größten optischen Querschnittes, und zwar benutzte ich hierzu ein Planimeter, mit dem sich derart unregelmäßig begrenzte Flächen sehr einfach und relativ exakt ausmessen lassen[3]). Volumberechnungen anzustellen, war bei der unregelmäßigen Form des Materials völlig unmöglich.

Wie ungenau daher auch alle diese Messungen sein müssen, so seien im folgenden doch einige davon erwähnt, die eine gewisse Regelmäßigkeit der Änderung der Kernplasmarelation erkennen lassen.

Die Größe des Kernes im Verhältnis zur Zellgröße schwankt außerordentlich. Wird die Zellgröße gleich 100 gesetzt, so finden sich für die zugehörigen Kerngrößen Werte zwischen 10 und 95

3) Herrn Dr. ing. Fuchs, der mir die Benutzung eines Planimeters aus dem Besitze des Deutschen Museums gütigst gestattete, möchte ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank sagen.

auf den verschiedensten Stadien der Eibildung. Bei der Schwierigkeit einer exakten Zellgrößenmessung lassen sich auch aus einer größeren Anzahl von Messungen gesetzmäßige Größenverhältnisse kaum ableiten. Nur zwei Fälle seien angeführt, um zu zeigen, dass K/P-Veränderungen wohl im Zusammenhang mit der Abänderung des Milieus auftreten mögen.

An den oben erwähnten bei verschiedener Temperatur aufgezogenen Geschwistertieren wurden Keimzellen von gleicher absoluter Kerngröße gemessen. Bei den in 24° gezogenen Tieren fand sich eine K/P von 47,37% und 36.84%, bei den in 12° gezogenen betrug die K/P 31,3% resp. 23,33%. Das würde darauf hindeuten, dass in der Wärme, also unter den die Parthenogenese begünstigenden Verhältnisse die K/P zugunsten des Kernes sich ändert.

Vielleicht könnten auch, als weiterer Beitrag zur Stütze der Vermutung, dass mit fortschreitender Tendenz zur Gamogenese die Relation K/P zugunsten des Plasmas verschoben wird, die Zahlen betrachtet werden, die sich bei der Messung von Dauereikeimgruppen ergaben.

Aus der Tabelle IV, die die für K/P gefundenen Werte bei einigen Dauereikeimgruppen (Nr. 1—7) und dauereiähnlichen Keimgruppen (Nr. 8—11) nebeneinander stellt, ist leicht zu ersehen, dass in der Mehrzahl der Fälle die Relation bei den Nährzellen höhere Werte ergibt als bei den Eizellen. Die K/P für die drei Nährzellen (es wurden in einzelnen Fällen nur 1 oder 2 Nährzellen ausgemessen) sind in den drei ersten Rubriken, die für die Eizelle in der letzten Rubrik dargestellt. Die Werte sind wieder der leichteren Vergleichbarkeit halber für P = 100 berechnet.

Tabelle IV.

| | Nährzellen | | | |
|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | Eizelle |
| 1. | 37,8 % | 35,16 % | — | 16,3 % |
| 2. | — | 50 % | 71,4 % | 22 % |
| 3. | — | 65,2 % | 76,2 % | 30,4 % |
| 4. | 60,8 % | 63,2 % | 68 % | 40,9 % |
| 5. | 48,9 % | 47,6 % | 52 % | 43,1 % |
| 6. | — | 83 % | — | 77 % |
| 7. | 40,68 % | — | — | 37,8 % |
| 8. | 38,3 % | 39,2 % | — | 21,7 % |
| 9. | 48,8 % | 47 % | 46,19 % | 29,27 % |
| 10. | 46 % | 40,8 % | 40,8 % | 35,8 % |
| 11. | 34,8 % | — | — | 24,65 % |

Von allgemeiner Gültigkeit kann auf das übereinstimmende Verhalten dieser relativ wenigen Fälle hin natürlich nicht die Rede sein. Aus anderen Messungen scheint gerade das Gegenteil hervorzugehen, wie das ja bei der Unzulänglichkeit der quantitativen Bestimmung eines so unregelmäßig geformten Materials natürlich ist. Dennoch darf vielleicht in den wenigen übereinstimmenden Daten ein Hinweis auf Verhältnisse gesehen werden, die besonderes Interesse dadurch gewinnen würden, dass sie sich zu den für die Protozoenzelle von Richard Hertwig und seiner Schule aufgestellten Gesetzmäßigkeiten genau reziprok verhalten würden.

### 2. Messungen an Darmzellen.

Angesichts der oben bereits betonten Tatsache, dass wir es in den Keimzellen mit sehr schwer exakt messbaren, für Zellgrößenbestimmungen sehr undankbaren Elementen zu tun haben, hat Papanicolau schon darauf hingewiesen, dass Veränderungen des physiologischen Zustandes in der variablen Größe der leichter messbaren Darmzellen zum Ausdruck kommen. Er kam zu dem Resultat, dass in der Tat Temperatur, Ernährung, Wurf- und Generationszahl eine deutlich erkennbare Wirkung auf die Größe der Darmzellen ausüben, und zwar in dem Sinne, dass „die Wärme die Größe der Zellen und Kerne verkleinert, also zugunsten der Parthenogenese wirkt, Kälte und Hunger die Zellen und Kerne vergrößern, also zugunsten der gamogenetischen Fortpflanzung wirken“ (Papanicolau 1910b).

Wir haben es also bei diesen Größenbestimmungen nicht eigentlich mit Verschiebung des Verhältnisses vom Kern zum Plasma zu tun, sondern mit der Abänderung der Elemente im ganzen. Dieser Unterschied muss besonders deshalb hervorgehoben werden, weil sich daraus ergibt, dass auf derartige Größenveränderungen die theoretischen Erwägungen, die für Veränderung der Kernplasmarelation Geltung haben, nicht ohne weiteres übertragen werden dürfen. Wir können jedenfalls einen kausalen Zusammenhang zwischen den von Papanicolau gefundenen Größendifferenzen und den Veränderungen der Sexualtendenz nicht konstruieren. Doch lässt sich ein gewisser Parallelismus auch hier wieder recht wohl auffinden, wenn auch die außerordentlich variablen Verhältnisse nur annäherungsweise brauchbare Daten liefern.

Vor allem ist es die Form der Darmepithelzellen selbst, die Messungen unter Umständen schwierig und unzureichend macht. Häufig sind die gewöhnlich flachen, polyedrischen Zellen wohl im Zusammenhang mit gewissen, nicht näher analysierten Funktionszuständen des Darmes drüsig erweitert. Die Ausmaße der Zellen eines Einzeltieres sind untereinander keineswegs die gleichen und zeigen vor allem in den einzelnen Regionen des Darmrohres recht

bedeutende Differenzen. Die Zellflächen des Anfangs- und Enddarms sind im allgemeinen größer als die des Mitteldarmes. Man muss daher die Messungen stets an einer eng umschriebenen Region, etwa dem mittleren Teil des Mitteldarmes, und möglichst in gleichen funktionellen Zuständen, vornehmen, um die Fehlerquellen von dieser Seite her möglichst einzuschränken. Das Resultat der ausgeführten Messungen ist in den nachstehenden Tabellen V, VI und VII dargestellt.

Tabelle V.

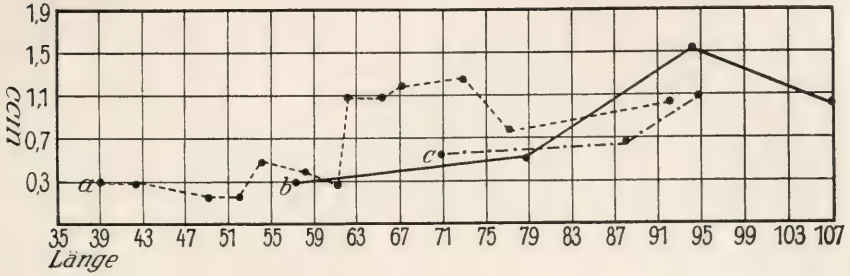



Tabelle VI.

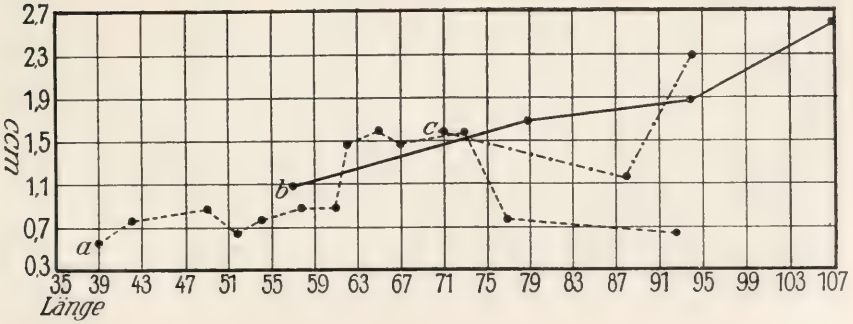



Tabelle VII.

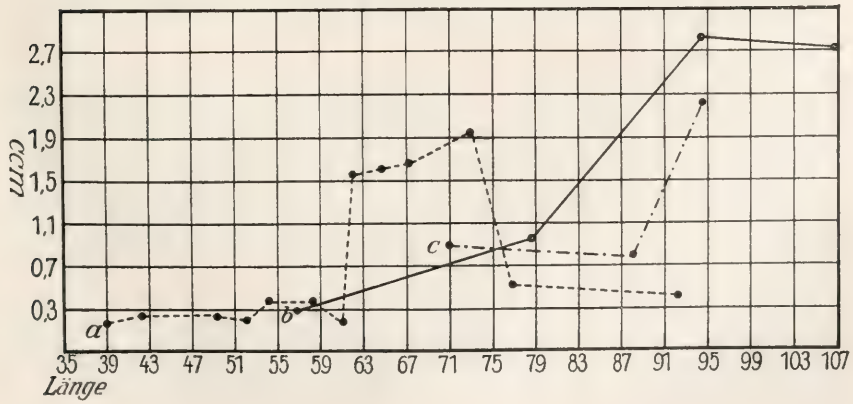


Tabelle V gibt die Flächenmaße, Tabelle VI die Höhenmaße, Tabelle VII die berechneten Volumina an. Die Messungen wurden täglich an drei Vergleichskulturen ausgeführt. Zwei Kulturen, von denen die eine der 1., die andere der 5. Generation angehörten, wurden bei 20° gehalten (gestrichelte Kurve *a* und schwarze Kurve *b*). Eine 3., ebenfalls der 5. Generation angehörige, wurde bei 25° gehalten (Strich-Punkt Kurve *c*). Die Messungen wurden vom Tage der Geburt an bis zur Ausbildung des 1. Wurfes täglich vorgenommen. Auf der Abszisse wurde die Körperlänge der Tiere, auf der Ordinate die zugehörige Zellgröße eingetragen, so dass die einzelnen Punkte der Kurve den ganzen Wachstumsverlauf der Darmepithelzellen bis zur Ablage des 1. Wurfes wiedergeben.

Trotz des recht unregelmäßigen Verlaufes der Kurven, der wohl auf die oben schon erwähnten Fehlerquellen zurückzuführen ist, lässt sich doch aus dem Vergleich der drei Kurven unmittelbar erkennen, dass die Kurve VII a, also die Darmzellgröße der ex-Ephippio-Tiere auch in ihrem Maximum erheblich gegen die maximale Darmzellgröße der Tiere der 5. Generation zurücksteht, dass also die Generationszahl die Größe der Darmepithelzellen beeinflusst. Zweitens sehen wir, dass eine wenn auch unbedeutende Zellgrößendifferenz zwischen den bei 20° und 25° gehaltenen Tieren in dem Sinne besteht, dass das Wärmemaximum hinter dem des in mittlerer Temperatur gehaltenen Tieres zurückbleibt (Kurve *c* verglichen mit Kurve *b*). Drittens zeigt der Verlauf der Kurven in allen drei Tabellen, dass Zellhöhe (Tabelle VI) und Gesamtvolumen (Tabelle VII) annähernd gleiche Veränderungen unter den verschiedenen Bedingungen erfahren, dass aber die Werte für die Zelloberfläche (Tabelle V) viel geringere Differenzen aufweisen.

Eine Vergleichung der Oberflächeninhalte allein würde also in diesem Falle das Resultat gegeben haben, dass bei frühen und späten Generationen die Zellgrößen nicht derart voneinander abweichen, dass von charakteristischen Differenzen gesprochen werden kann. Erst die Volumvergleichung lässt die wahren Verhältnisse erkennen.

Der Verlauf der Kurven zeigt schließlich, dass einzelne Messungen gleichaltriger oder gleichlanger Tiere verschiedener Provenienz die widersprechendsten Resultate ergeben können; die Wirkung der Temperatur resp. der Generationszahl erscheint keineswegs an allen Punkten der Kurve gleich. Erst die Aufstellung einer derartigen, einer fortlaufenden Beobachtung entsprechenden Reihe, konnte zu einem annähernd richtigen Bilde der Wirkungsweise beider Faktoren führen.

Dennoch möchte ich noch eine Reihe von Einzelmessungen zur Ergänzung der in den Kurven gegebenen Verhältnisse heranziehen, Messungen, die in der Tabelle VIII wiedergegeben sind.

Tabelle VIII.

| | I (ccm³) | i (cm²) | d | Temp. | | Ovulation |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 0,14 | 0,2 | 0,7 | 25 ° | Hungertier $M_1^1$ | I |
| 2. | 0,2 | 0,4 | 0,5 | 25 ° | Mittl. Ernährg. $M_1^1$ | I |
| 3. | 0,28 | 0,4 | 0,7 | 25 ° | „ „ $M_1^5$ Nukleolen kompakt | I |
| 4. | 0,48 | 0,4 | 1,2 | 25 ° | „ „ $M_1^5$ | I |
| 5. | 0,5 | 0,5 | 1,0 | 25 ° | „ „ $(M_2^2)_1^4$ | I |
| 6. | 0,56 | 0,8 | 0,7 | 25 ° | „ „ $(M_2^2)_1^4$ | I |
| 7. | 0,6 | 0,5 | 1,2 | 25 ° | Hunger $M_1^1$ Nukleolen schwach differenziert | I |
| 8. | 0,68 | 0,4 | 1,7 | 25 ° | Mittl. Ernährg. $(M_2^1)_1^5$ | I |
| 9. | 0,78 | 0,6 | 1,3 | 25 ° | „ „ $(M_2^4)_1^5$ | I |
| 10. | 0,84 | 1,2 | 0,7 | 25 ° | „ „ — Nukleol. schwach differenz. Tendenz bisexuell | II |
| 11. | 1,0 | 1,0 | 1,0 | 25 ° | „ „ $(M_2^2)_1^4$ | II |
| 12. | 1,0 | 2,5 | 0,5 | 25 ° | „ „ — Brutraum + ♂ Nukleolen kompakt | II |
| 13. | 1,6 | 1,6 | 1,0 | 15 ° | Hunger $M_0^0$ Nukleolen kompakt | II |
| 14. | 1,68 | 1,2 | 1,4 | 15 ° | „ — (vgl. Nr. 1) | II |
| 15. | 1,7 | 1,0 | 1,7 | — | Dauereierbildung | I |
| 16. | 1,87 | 1,7 | 1,1 | 25 ° | $(M_2^2)_1^4$ | II |
| 17. | 2,24 | 1,6 | 1,4 | 25 ° | Hunger $M_1^2$ | II |
| 18. | 2,38 | 1,4 | 1,7 | 6 ° | $M_1^1$ Nukleolen schwach differenziert | II |
| 19. | 3,4 | 2,0 | 1,7 | 6 ° | $(M_2^4)_1^6$ Nukleolen kompakt | II |
| 20. | 3,6 | 2,0 | 1,8 | 6 ° | $M_1^4$ Nukleolen kompakt | I |
| 21. | 3,6 | 2,4 | 1,5 | 15 ° | Hunger $M_1^2$ Nukleolen schwach differenziert | II |

In der 1. Vertikalreihe stehen die Volumina der Darmzellen in aufsteigender Größenfolge, in der 2. der Oberflächeninhalt, in der 3. die Höhe des Prismas. Aus der Tabelle lässt sich deutlich die Wirksamkeit der Temperatur erkennen. Die höchsten verzeichneten Ziffern finden sich bei drei in 6° C gehaltenen Tieren verschiedener Generationen. Die niederen Ziffern sehen wir vorwiegend auf die in 25° C gehaltenen resp. ganz jungen Tieren beschränkt. Wie Kälte wirkt auch Hunger, soweit seine Wirkung nicht durch erhöhte Temperatur aufgewogen wird (Tabelle VIII, 17). Das zeigt besonders die Gegenüberstellung der zwei Geschwistertiere Nr. 1 und Nr. 14, von denen das eine bei 25° C, das andere bei 15° C hungernd gehalten wurde.

Dass auch der bei zunehmender Sexualtendenz vorhandene physiologische Gesamtzustand in dieser Weise zum Ausdruck kommt, zeigt die recht beträchtliche Darmzellgröße des befruchtungsbedürftigen Weibchens (Tabelle VIII, 15).

Im allgemeinen kann also der Befund Papanicolau's als bestätigt angesehen werden, wenn auch die individuellen Größenschwankungen nicht gestatten, in diesen Erscheinungen mehr zu sehen als eine Reihe von Veränderungen, die mit denen der Sexualtendenz parallel verlaufen, und als quantitativ messbares Merkmal für den physiologischen Gesamtzustand des Tieres recht wohl brauchbar sein können.

### b) Qualitative Veränderungen im Plasma.

Die Frage nach qualitativen Veränderungen im Plasma selbst innerhalb des Zyklus oder unter veränderten Existenzbedingungen lag von vornherein sehr nahe. Hatten sich doch gerade bei *Moina rect.* qualitative Veränderungen wenigstens des Deutoplasmas, der Dottersubstanz, schon durch Papanicolau nachweisen lassen, Änderungen, die durch die verschiedene Färbung der Dottertröpfchen gegeben sind, und die auch nach meinen Beobachtungen als Korrelat des physiologischen Gesamtzustandes anzusehen sind. Der Dotter ist bei optimal gehaltenen Tieren hellrosa gefärbt, lila bis hellblau bei Tieren, welche auch im übrigen einen weniger kräftigen Eindruck machen. Ganz farblos erscheint der Dotter, wenn wir es mit wirklich hungernden Tieren zu tun haben.

Die Bedeutung des Dotters für das Geschlecht der aus den betreffenden Eiern entstehenden Tiere konnte ich jedoch in der Weise, wie dies Papanicolau gelungen ist, nicht feststellen. In den meisten Fällen, in denen ich auf diesen Punkt mein Augenmerk richtete, entstanden stets nur parthenogenetische Weibchen, mochten die Eier lila oder blau oder ganz farblos sein. Das beweist natürlich nichts gegen die von Papanicolau konstatierte häufige Übereinstimmung des Übergangs zur Bisexualität mit den

Farbänderungen des Dotters. Es zeigt nur, dass es sich hier, genau wie bei den allmählichen Veränderungen der Nukleolenform, um einen morphologisch sichtbaren Ausdruck physiologischer Änderungen handelt, die wohl für den Kräftezustand der Tochtergeneration von Bedeutung sind, aber nicht ausschlaggebend für das Geschlecht des Tieres zu sein brauchen.

Abgesehen von diesen deutoplasmatischen Differenzen ließ sich aber eine kontinuierlich seriierbare, sichtbare Veränderung des Plasmas, wie sie etwa der des Nukleolus entsprechen würde, am lebenden Objekte nicht auffinden.

Vielleicht lässt sich in diesem Zusammenhange eine Erscheinung betrachten, über deren Bedeutung ich bisher nicht ins Klare kommen konnte, die aber wohl mit den Faktoren in Zusammenhang steht, die wir oben bereits für die Gestaltung des Nukleolus verantwortlich gemacht haben.

Häufig ist gerade in solchen Keimzellen, die durch Kälte, Hunger, Alter, oder andere ungünstige Momente geschädigt sind, ein helles, vakuolenartiges Gebilde, wie es z. B. in Figur III mit eingezeichnet ist, zu sehen. Es ist seiner Größe und Lage nach recht variabel. Mit Vorliebe findet es sich in solchen Keimzellen, die kompakte Nukleolen enthalten.

In 24 von 50 beobachteten Fällen wurde das Auftreten des Bläschens gleichzeitig mit dem Vorhandensein des kompakten Nukleolus konstatiert.

Von diesen waren 5 in der Kälte aufgezogen, 2 ohne Nahrungszusatz, 9 waren von Natur mangelhaft ausgestattete Tiere, in drei Fällen handelte es sich um Tiere, die einem späteren Wurf angehörten, in einem um ein einer hohen Generationszahl angehöriges Tier, zweimal um degenerierende Keimgruppen, zweimal um dauereiähnliche Keimgruppen. Die übrigen 26 Tiere zeigten entweder Degenerationserscheinungen im Ovar (10 Fälle) oder ließen an der Neigung zur Bildung kompakter Nukleolen u. s. w. ihren geschwächten Gesamtzustand erkennen.

Im ganzen geht aus diesen Daten deutlich hervor, dass diese Bläschen im Zusammenhang mit degenerativen Prozessen auftreten, wie denn auch ein gehäuftes Auftreten der Bläschen in den Keimzellen nicht mehr rückgebildet werden kann und zum völligen Zerfall der betreffenden Keimzelle führt.

## VIII. Zusammenfassung und Schluss.

Im folgenden seien die im Verlaufe der Untersuchung gewonnenen Resultate kurz zusammengestellt:

1. Im Verlaufe des Eiwachstums existiert eine frühe Periode der morphologisch sichtbaren Differenzierung der Keimgruppen in Ei- und Nährzellen. Sie kommt in der Gestalt des Nukleolus

zum Ausdruck. Die drei Nährzellen sind durch den Besitz eines einheitlichen kompakten Nukleolus charakterisiert. Der Eizellnukleolus setzt sich dagegen aus mehreren Einzelstücken zusammen.

2. Diese Differenzierung verschwindet bei Herabsetzung der Stoffwechselintensität des Tieres. Der Eizellnukleolus nimmt allmählich die Gestallt der Nährzellnukleolen an. Die Herabsetzung der Stoffwechselintensität wurde hervorgerufen durch Hunger, Kälte, chemische Einwirkungen (Neutralrot), Alter des Zyklus, Alter des Individuums, besonders spätes Ausschlüpfen aus dem Dauerei, angeborene mangelhafte Konstitution.
3. Eine weitere Veränderung kann unter den genannten Umständen eintreten, indem erstens der Eizellnukleolus kompakt wird und zweitens Eizelle und Kern von vornherein kleiner bleiben als die Nährzellen.
4. Die so charakterisierte Keimgruppe ist typisch für das Anfangsstadium des Dauereies Die Entscheidung, ob sich die Keimgruppe zum Dauerei entwickelt, ist von ihrer Größe im Verhältnis zu derjenigen der vor ihr liegenden Keimgruppen abhängig. Ist sie größer als diese, so entsteht ein befruchtungsbedürftiges Dauerei; ist sie ebenso groß, so entsteht ein befruchtungsbedürftiges Weibchen, ist sie kleiner, so geht die Eianlage in der Regel zugrunde.
5. Es besteht somit eine durch alle Übergänge verbundene Reihe von Eibildungsformen, deren Anfangsglied das parthenogenetische Ei mit wohl ausgebildeter Differenzierungsperiode, deren Endglied das befruchtungsbedürftige Dauerei ist.
6. Die oben genannten, für die Gestalt des Nukleolus ausschlaggebenden Faktoren sind die gleichen, die für die Änderung der Sexualtendenz im Zyklus verantwortlich gemacht werden. Die Gestaltsänderungen des Nukleolus können daher sehr wohl als morphologischer Ausdruck der für die Sexualtendenz wesentlichen physiologischen Veränderungen angesehen werden.
7. Parallel mit diesen gehen weitere Veränderungen der Keimzellen.
   a) Die Massenbeziehungen zwischen Kern und Plasma, wenn sie auch exakter Messung schwer zugänglich sind, scheinen proportional der Stoffwechselintensitätsabnahme eine Verschiebung zugunsten des Plasmas erfahren zu können.
   b) Unter den unter 2. genannten Umständen tritt zuweilen ein Bläschen im Plasma auf, das vielleicht als Übergangsform zu Degenerationserscheinungen zu deuten ist.
8. Eine weitere Parallele lässt sich vielleicht aus den für die Darmzellgröße gefundenen Tatsachen konstruieren.

Die mitgeteilten Befunde scheinen mir in mehrfacher Hinsicht von Interesse zu sein. Erstens zeigen sie, dass jener innere Faktor, dessen Umstimmbarkeit durch äußere Faktoren für die Art der Eibildung verantwortlich gemacht wird, in morphologischen Veränderungen der Geschlechtszellen sich äußert.

Damit ist die Möglichkeit gegeben, die Wirksamkeit dieses inneren Faktors, die bisher nur aus dem Resultat des Experiments erschlossen werden konnte, am Ovar selbst genauer zu analysieren und damit vielleicht den physiologischen Grundlagen für die Veränderung der Eibildung näher zu kommen.

Freilich müssten wir, um in diesem Sinne die Veränderungen am Nukleolus verwerten zu können, von dessen physiologischer Bedeutung besser unterrichtet sein, als wir es jetzt sind. Die innigen Beziehungen der Nukleolen-Veränderungen zu den Schwankungen der Stoffwechselintensität im ganzen, zu den Wachstumsverhältnissen der Keimzelle insbesondere, wie sie sich aus den vorstehenden Befunden ergeben hat, weist entschieden darauf hin, dass der Nukleolus als ein äußerst aktiver, für den Stoffwechsel der Zelle höchst bedeutsamer Zellbestandteil angesehen werden muss. Die Oberflächenvergrößerung des Nukleolus bei Steigerung des Stoffwechsels ist sehr wohl verständlich, wenn man annimmt, dass er aktiv am Aufbau der Zellsubstanzen beteiligt ist. Das Prinzip der Oberflächenvergrößerung bei gesteigerter Leistung ist ja in der gesamten Organismenwelt verbreitet. Es lässt sich so auch erklären, dass der Binnenkörper des Eikernes während der ersten Wachstumsperiode aus mehreren Nukleolen besteht, im Gegensatz zu dem kompakten Nukleolus der Nährzellen, da es recht denkbar ist, dass die Eizelle von vornherein einen intensiveren Stoffwechsel hat als die Nährzellen. Vom Standpunkte der Häcker'schen Kernsekrettheorie aus wären jedenfalls diese Verhältnisse weniger einfach zu erklären.

Da bisher experimentelle Untersuchungen über diesen Punkt meines Wissens noch gar nicht vorliegen, ist vielleicht mit diesen Untersuchungen ein Weg eröffnet, dem hier liegenden großen Fragenkomplex etwas näher zu kommen. Die zeitraubenden fortlaufenden Beobachtungen am lebenden Objekte gestatteten es mir bisher nicht, in dieser Weise besonders auch färberisch die Untersuchung zu erweitern, vor allem die Beziehungen zwischen Chromatin und Nukleolarsubstanz vergleichend zu verfolgen.

Es ist anzunehmen, dass die Chromatinanalyse für die verschiedenen Entwicklungsformen Unterschiede ergeben wird, die es ermöglichen, die hier gemachten Angaben exakter zu formulieren und die vielleicht geeignet sein werden, uns einen Einblick in dieses noch so wenig geklärte Gebiet der Zellphysiologie zu verschaffen.

## Literatur.


1. Claus, C. Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Z. f. w. Z. Bd. XXVII, 1876.
2. Fischel, A. Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere bei Cladoceren. Leipzig 1908, Klinkhardt.
3. Grobben. Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*. Wien 1879, Alfred Hölder's Verlag.
4. Hertwig, R. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. 1912. Biol. Centralbl. Bd. XXXII.
5. Issakówitsch. Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. 1906. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69.
6. Jörgensen, Max. Zellenstudien I. Morpholog. Beiträge zum Problem des Eiwachstums. 1912. Arch. f. Zellf. Bd. X.
7. Kühn, A. Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren (*Daphnia pulex* und *Polyphemus pedic.*). 1908. Arch. f. Zellf. Bd. I, Heft 4.
8. Kuttner, Olga. Untersuchung über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. 1909. Int. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. II.
9. — Mitteilungen über marine Cladoceren. Febr. 1911. Berlin. Forschungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde.
10. Leussen, Contribution à l'Étude du Développement et de la Maturation des œufs de *Hydatina senta*. La Cellule, Bd. 14.
11. Papanicolau, G. Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei den Daphniden. 1910a. Biol. Centralbl. Bd. XXX.
12. — Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Cladoceren. 1910 b. Biol. Centralbl. Bd. XXX.
13. Samassa. Keimblätterbildg. b. d. Cladoceren. I. *Moina rect.* 1893. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41.
14. Schleip. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. 1913. Spengel, Ergebnisse etc. Bd. III, 3.
15. v. Scharffenberg, U. Studien und Ergebnisse über die Eibildung u. d. Generationszyklus von *Daphnia magna*. 1911. Internat. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. III.
16. — Weitere Untersuchungen an Cladoceren über die experimentelle Beeinflussung des Geschlechts und der Dauereibildung. 1914. Int. Rev. f. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. VI, 2.
17. Winterstein, Handbuch der Physiologie Bd. II, Teil III
18. Weismann, A. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Abhdlg. 1—7; 1876—79. Z. f. w. Z. Bd. 27, 29, 33).
19. Woltereck, R. Nahrung der Daphnien. 1908. Int. Rev. f. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. I, 6.
20. — Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. 1909. Verhdlg. d. deutsch. zool. Gesellsch. auf d. 19. Jahresversammlg.
21. — Veränderungen d. Sexualität b. Daphniden. 1911. Int. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. Bd. IV, 1 u. 2.

# Die Kultur von Paramaecium Bursaria.

Von Ernst G. Pringsheim.

Unter den Fällen eines Zusammenlebens von chlorophyllführenden mit chlorophyllfreien Organismen gibt es alle Übergänge von ganz lockerer bis zu innigster Gemeinschaft. Die engsten physiologischen Wechselbeziehungen darf man wohl zwischen gewissen Tieren und den in ihnen lebenden Zoochlorellen und Zooxanthellen erwarten. Ist es doch hier sogar so weit gekommen, dass die Algen sich im Protoplasma der artfremden Zellen aufhalten und vermehren, ein Umstand, auf den auffallenderweise noch niemand deutlich genug hingewiesen zu haben scheint. Überhaupt ist die Literatur auf diesem Gebiete, wie auch die über Flechtensymbiose in den letzten 25 Jahren äußerst spärlich. Was weiter auffällt ist, dass Botaniker sich mit den Zoochlorellen und Zooxanthellen fast gar nicht beschäftigt haben[1]). Nur Haberlandt[2]) hat die Algen von der Turbellarie *Convoluta Roscoffensis* genauer untersucht und auch Kulturversuche unternommen.

Und doch liegen zahlreiche Fragen vor, die eine eingehendere Beschäftigung mit dem Gegenstande lohnend erscheinen lassen. Hier soll aber nicht darauf eingegangen werden, wie die Algen es anfangen, der Verdauung zu entgehen, der doch alle freilebenden Verwandten in denselben tierischen Zellen verfallen. Auch die Stellung der Zoochlorellen und Zooxanthellen im System sowie die Verhältnisse bei der Fortpflanzung sollen hier nicht untersucht werden. Das biologische Hauptproblem bleibt doch immer, welchen Nutzen die beiden Symbionten, besonders die Tiere, von dem Zusammenleben haben. Über die ökologische Bedeutung der Symbiose sind wir eigentlich noch in keinem einzigen Falle genügend unterrichtet, nicht einmal bei den am meisten untersuchten Flechten, da wir nicht wissen, ob sie ganz von den Assimilaten der Gonidien leben oder auch organische Stoffe von außen aufnehmen, wofür ja die Erfahrungen an Reinkulturen der Flechtenalgen zu sprechen scheinen. Auch die Bedeutung der Knöllchenbakterien für die Leguminosen ist bekanntlich nicht ganz aufgeklärt, da sie in Reinkultur bisher nicht sicher zur Stickstoffbindung gebracht werden konnten.

Die Meinung der meisten Forscher geht nun wohl dahin, dass die zoochlorellenführenden Tiere nicht nur von dem durch die Algen gebildeten Sauerstoff, sondern auch von den Assimilationsprodukten organischer Natur Nutzen ziehen. Um diese Auffassung zu er-

1) In den Sachverzeichnissen von Pfeffer's und Jost's Pflanzenphysiologie findet sich das Wort „Zoochlorella" nicht.

2) G. Haberlandt, Über den Bau und die Organisation der Chlorophyllzellen von *Convoluta Roscoffensis*; als Anhang zu L. v. Graff's Organisation der *Turbellaria acoela*, Leipzig 1891.

härten, sind von verschiedenen Forschern, so von Brandt[3]) mit *Stentor polymorphus*, *Spongilla*, *Hydra*, *Actinien* u. a., von v. Graff[4]) mit *Hydra viridis*, von Gruber[5]) mit *Amoeba viridis* Züchtungsversuche angestellt worden, in denen feste Nahrung durch Filtrieren des Kulturwassers ausgeschaltet werden sollte. Abgesehen davon, dass kleinste Lebewesen durch Papierfilter gehen, ist mit Ausnahme des Gruber'schen Versuches immer nur ein meist nicht einmal lange dauerndes Weiterleben, niemals aber eine Vermehrung der betreffenden Tiere beobachtet worden. Nun ist es aber bekannt, dass z. B. Hydren ein monatelanges Hungern vertragen. Beweisend für genügende Ernährung der algenbergenden Tiere durch die Symbionten wäre daher nur ein dauerndes Gedeihen mit ungehinderter Fortpflanzung. Auch Haberlandt[6]), der seine Convoluten in eine Algennährlösung brachte, beobachtete nur eine Vermehrung der Zoochlorellen im Wirte, nicht aber ein wirkliches Gedeihen der Würmer.

Um zunächst einmal bei einem Zoochlorellen führenden Tier die Ansprüche kennen zu lernen, die es an die Ernährung stellt, nahm ich mit *Paramaecium Bursaria*, das mir geeignet erschien, Kulturversuche vor. Dass die angedeutete Frage bisher nicht als gelöst zu betrachten ist, geht am klarsten aus der neuesten und sehr eingehenden Übersicht über das Zoochlorellenproblem hervor, die von Biedermann[7]) herrührt: „Maupas konstatierte bei *Paramaecium Bursaria* reichliche Aufnahme von Bakterien, Flagellaten und Zoosporen und fand die Tiere gelegentlich sogar ganz mit grünen Euglenen erfüllt. Auch fand er, dass die Vermehrung von *Paramaecium Bursaria* im Dunkeln genau so reichlich erfolgte wie im Licht. Dies beweist aber, wie Bütschli bemerkt, unwiderleglich, dass die Zoochlorellen bei der Ernährung dieses Infusors eine nur ganz geringfügige, wenn überhaupt eine Rolle spielen. ‚Da aber gerade diese Art eine der typischsten und regelmäßigsten Zoochlorellaten ist, so dürfte der Schluss nicht zu gewagt erscheinen, dass auch die übrigen sich entsprechend verhalten.' Bütschli hält es daher für sehr zweifelhaft, ja unwahrscheinlich, ‚dass die Ciliaten von dem Überschuss der Assimilationsprodukte (speziell

3) K. Brandt, Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. 1. Teil. Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiolog. Abt. 1882. 2. Teil. Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel, Bd. IV, 1883.

4) L v. Graff, Zur Kenntnis der physiolog. Funktion des Chlorophylls im Tierreich. Biolog. Centralbl. 1884, S. 745 (Ref. aus Zoolog. Anz. von G. Klebs).

5) A. Gruber, Über *Amoeba viridis*, Festschrift für Weismann, Suppl.-Zool. Jahrb., 1904, S. 67.

6) A. a. O.

7) W. Biedermann, Physiologie des Stoffwechsels, 1. Hälfte in Winterstein's Handb. d. vergl. Physiologie, Bd. II, Jena 1911, S. 415.

der Kohlehydrate) ihrer Zoochlorellen ernährt werden, wie Brandt und Entz annehmen'".

*Paramaecium Bursaria* trat im Winter 1914/15 in einer Charakultur im Laboratorium auf, die vor Jahren aus Stecklingen in mit Wasser überdeckter Erde erzogen worden war und nur einige Algenfäden, aber keine Fäulnisorganismen u. dergl. enthielt. Die deutlich am Licht angesammelten Infusorien wurden mit einer Pipette in eine verdünnte, ganz hellgelbliche Erdabkochung übertragen, wo sie sich am Nordfenster einige Wochen hielten und dem Augenschein nach auch vermehrten, doch traten die verschiedenartigsten Algen und anderen Mikroorganismen daneben auf. Aus dieser Rohkultur wurden Tropfen unter das Mikroskop gebracht und die Paramaecien mit einer ausgekochten Kapillarpipette einzeln in sterile Wassertropfen übertragen. Durch mehrmalige Wiederholung dieses Verfahrens wurden die Infusorien abgewaschen und schließlich in Erlenmeyerkölbchen mit verschiedenen sterilen Nährlösungen übertragen. In einigen von diesen trat nach ein paar Wochen eine deutliche Vermehrung auf; aber auch die lange Zeit rein aussehenden Kulturen wurden schließlich durch ziemlich üppig wuchernde Algen (*Pleurococcus* spec.) verunreinigt, so dass ich vermutete, diese möchten vielleicht von den Zoochlorellen abgestorbener Paramaecien herstammen. Jedenfalls waren diese Versuche nicht beweisend, denn wenn überhaupt freie Algen auftreten, so können die Paramaecien auch von ihnen gelebt haben.

Ist diese Vermutung richtig, so ist der ganz zwingende Beweis für die Ernährung des *Paramaecium Bursaria* durch seine pflanzlichen Insassen überhaupt nicht zu erbringen, da eine durch dauernde Überwachung gewährleistete Ausschließung der Aufnahme geformter Nahrung wohl kaum zu erzielen ist. Für einen durchaus bindenden Nachweis muss die algenartige, also autotrophe Ernährung des Zoochlorellaten in rein anorganischer Nährlösung unter Ausschluss anderer autotropher Organismen gefordert werden. Eine absolute, also auch bakterienfreie Reinkultur ist dagegen nicht nötig, da die heterotrophen Bakterien ja nicht die Menge organischer Substanz in der Flüssigkeit erhöhen, also auch nicht die Grundlage für eine Vermehrung der Infusorien in einer mineralischen Nährlösung bilden können.

Diese Forderung konnte nun durch wiederholte Übertragung und Reinigung der Paramaecien auf die geschilderte Weise schließlich doch erfüllt werden. Die Ausschaltung fremder Algen gelang sogar verhältnismäßig leicht, da die Infusorien infolge ihrer lebhaften Beweglichkeit alle fremden Keime abstreifen und beim Herauspipettieren die algenhaltige Bodenschicht nicht berührt zu werden braucht. Ich erzielte üppige Kulturen von mindestens mehreren hundert Exemplaren aus zwei hineinpipettierten in einer Nährlösung, die 0,02 %

$Ca(NO_3)_2$, 0,002 % $MgSO_4 + 7H_2O$, 0,002 % $K_2HPO_4$, 0,02 % NaCl und eine Spur $FeSO_4$ in doppelt destilliertem Wasser enthielt. Dass dabei derReinheit der Gefäße und Salze besondere Sorgfalt zuteil wurde, braucht kaum besonders betont zu werden. Die Vermehrung war auch zu lebhaft, als dass sie Spuren von Verunreinigung aus der Lösung, vom Glase oder aus der Luft zugeschrieben werden könnte. Bei geringer Einsaat dauert es allerdings ein paar Wochen, bis ein leicht sichtbares Ergrünen der ganzen Kultur auftritt, doch kann man nach einiger Übung auch mit bloßem Auge, besser mit einer Lupe, die einzelnen Exemplare zählen, so lange noch wenige vorhanden sind. Eine Verunreinigung durch fremde Algen tritt nun nach mehrmonatiger Beobachtungszeit nicht mehr ein. Es kann demnach bestimmt behauptet werden, dass *Paramaecium Bursaria* von seinen Zoochlorellen ganz und gar ernährt werden kann und der Aufnahme geformter oder gelöster organischer Stoffe von außen zu seinem Gedeihen nicht bedarf.

Die vorübergehend auftauchende Vermutung, dass die in den Kulturen auftretenden Algen von frei gewordenen Zoochlorellen stammten, ist schon dadurch widerlegt, dass die schließlich erzielten Reinkulturen 5 Monate lang algenfrei blieben, obgleich doch sicherlich immer einzelne Paramaecien abgestorben sein werden. Das spricht aber auch gegen die Möglichkeit einer Isolierung der Zoochlorellen, da günstigere Bedingungen kaum erzielt werden könnten. Ein Bedarf an organischen Stoffen kann ja nicht vorliegen. Dementsprechend missglückten alle Versuche, die Algen für sich zur Vermehrung zu bringen. Das gelang weder mit den zerdrückten Paramaecien in der oben genannten Nährlösung, noch auf Kieselgallerte und Nährsalzagar, erprobten Algennährböden, auf denen die Infusorien nach dem Verschwinden des Flüssigkeitstropfens, mit dem sie aufgebracht wurden, zerflossen. Bei diesem Verfahren konnte man mikroskopisch verfolgen, wie die anfangs grünen Algenzellen schon nach wenigen Tagen abblassten und starben. Auch vor diesen Veränderungen von Kieselgallerte in Lösungen übergeimpfte Zoochlorellen gingen nicht an. Da dies mir die mildeste Methode der Isolierung zu sein scheint, halte ich die Zoochlorellen von *Paramaecium* für nicht getrennt kultivierbar. Auch von Paramaecien, die in verflüssigten und auf 40° abgekühlten Agar der verschiedensten Zusammensetzung, mit und ohne Glukose und organischen Stickstoff, übertragen wurden, sah ich nie Algenkulturen ausgehen. Dasselbe fand Haberlandt bei den Algen von *Convoluta*, die den Wirt nicht überleben, sondern stets mit ihm zugrunde gehen. Die früheren, mit viel roheren Methoden erzielten scheinbaren Erfolge von Entz[8]) u. a. dürften also auf Irrtum durch Verunreinigung beruhen.

8) G. Entz, Das Konsortialverhältnis von Algen und Tieren. Biol. Centralbl. Bd. II, 1882, S. 451.

Um einer vorzeitigen Verallgemeinerung der an *Paramaecium Bursaria* gemachten Erfahrungen vorzubeugen, will ich gleich berichten, dass mir bei *Hydra viridis* eine rein autotrophe Ernährung bisher nicht geglückt ist. Die freilich noch spärlichen Versuche wurden in der oben geschilderten Weise angestellt. Es gelang auch, die fremden Algen fernzuhalten und die Hydren über ein Vierteljahr zu erhalten. Schließlich aber schrumpften sie unter Verkürzung der Tentakeln zu grünen Kügelchen ein, verhielten sich also nicht viel anders als algenfreie Hydren unter entsprechenden Verhältnissen. Dass die geprüften Nährlösungen an sich nicht schädlich waren, ergibt sich daraus, dass die Hydren sich darin mehr als dreimal so lange hielten als in dem filtrierten Kulturwasser von Brandt. Das allmähliche Einschmelzen des Körpers und besonders der Fangarme hat auch Brandt[9]) beobachtet, daraus aber den Schluss gezogen, dass „die grünen Hydren nicht allein gar keine Nahrung mehr aufzunehmen brauchen, sondern dass sie sogar auch das Vermögen, andere Tiere festzuhalten und in die Leibeshöhle hineinzuziehen, gänzlich aufgeben." Später allerdings[10]) gibt er zu, dass die Verringerung der Körpermasse bei Hydren u. a., wenn sie ausschließlich auf die Ernährung seitens ihrer Algen angewiesen sind, darauf hinweist, dass diese Tiere nicht dauernd auf jede Fleischnahrung verzichten können. In diesem Sinne sprechen auch Versuche von v. Graff.

So dürfte also G. Entz recht behalten, wenn er sagt, dass manche Infusorien, z. B. *Paramaecium Bursaria*, mit der Ernährung durch die Algen ganz zufrieden sind, während *Hydra viridis* das nicht genügt. Sie ist auch trotz dem Nahrungsvorrate, welchen sie in ihrem Innern beherbergt und züchtet, doch recht gefräßig und steht den farblosen Arten darin durchaus nicht nach

## Nils Holmgren's „Termitenstudien".

### IV. Versuch einer systematischen Monographie der Termiten der orientalischen Region.

276 S. 4°, mit 8 photogr. Tafeln und 14 Abbildungen im Texte. Separ. aus: K. Sv. Vetensk. Handl. L, Nr. 2, Upsala und Stockholm 1913.

Von E. Wasmann S. J. (Valkenburg, Holland).

Der I. Teil der umfassenden „Termitenstudien" N. Holmgren's (1909), der sich mit der äußeren Morphologie und der Anatomie der Termiten beschäftigte, ist im Biol. Centralbl. 1910 Nr. 9 (S. 303—310) besprochen worden; ebenso der II. und III. Teil

9) K. Brandt, a. a. O., 1882, S. 144.

10) K. Brandt, Über Chlorophyll im Tierreich. Kosmos, 8. Jahrg., Bd. XIV, 1884, S. 183.

11) G. Entz, a. a. O., S. 463.

(1911), der sein neues Termitensystem begründete, im Biol. Centralbl. 1912 Nr. 9 (S. 586—590). Der vorliegende IV. Teil will eine mehr spezielle Systematik der Termiten der orientalischen Region geben. Die Einleitung dazu (S. 3—30) ist allgemeinerer Natur und sucht die heutige geographische Verbreitung der Termiten stammesgeschichtlich zu erklären. Bei dem unzweifelhaften Werte, den derartige spezielle Untersuchungen einzelner Familien für die Deszendenztheorie besitzen gegenüber den ehemaligen nur zu oft recht allgemein und spekulativ gehaltenen stammesgeschichtlichen Versuchen, dürfte es von Interesse sein, in unserer Besprechung hauptsächlich diese Einleitung zu berücksichtigen.

Vorbemerkung des Referenten. — Der vortrefflichste Kenner der fossilen Insekten, Anton Handlirsch-Wien, hat sich wiederholt entschieden dahin ausgesprochen, dass den Termiten kein mesozoisches, sondern erst ein känozoisches Alter in unserer Erdgeschichte zukomme. Tatsächlich stammen die ältesten der bis heute bekannten fossilen Termiten aus dem oberen Eocän. Kurt v. Rosen[1]), der sich speziell dem Studium der fossilen Isopteren gewidmet hat, gab 1912 eine Übersicht über die bisherigen Funde. Darunter sind merkwürdigerweise vier Arten der in ihrer Flügelbildung zweifellos altertümlichsten, heute noch in Australien lebenden Gattung *Mastotermes* Frogg.: *M. bournemouthensis* aus dem oberen Eocän von Hampshire, *M. anglicus* und *Batheri* aus dem mittleren Oligocän der Insel Wight, und endlich *M. croaticus* aus dem unteren Miocän von Radoboj in Kroatien. Die morphologisch primitivste Termitenfamilie erweist sich somit auch als die geologisch älteste, beginnt aber, soweit bislang bekannt, erst im Laufe des Eocän. Auffallend ist das Fehlen von *Mastotermes* unter den Termiten des baltischen Bernstein. Diese umfassen nach v. Rosen nur Pro- und Mesotermitiden, dagegen keine Metatermitiden, die doch heute $^3/_4$ aller lebenden Arten von Isopteren zählen. v. Rosen glaubt diese Erscheinung nicht aus dem phylogenetisch jüngeren Alter der Metatermitiden erklären zu sollen, sondern aus den klimatischen Verhältnissen der Bernsteinfauna, welche höchstens subtropisch, nicht aber tropisch gewesen seien; daher seien keine Metatermitiden, die heute nur in den Tropen leben, im Bernstein vorhanden, sondern bloß Pro- und Mesotermitiden, die auch heute noch großenteils in gemäßigteren Klimaten vorkommen. Ich zweifle jedoch, ob diese Begründung für das Fehlen der Metatermitiden im Bernstein ausreichend ist. Denn unter den Ameisen des bal-

1) Die fossilen Termiten. Eine kurze Zusammenfassung der bisherigen Funde (Trans. II. Internat. Congr. Entomol., Oxford 1912, p. 318—335). Diese Arbeit war Holmgren noch nicht bekannt.

tischen Bernsteins begegnen uns neben paläarktischen Gattungen (z. B. *Formica* und *Lasius*) auch solche, die heute auf die Tropen beschränkt sind (z. B. *Oecophylla*, *Sima* und *Pheidologethon*) und überdies kosmopolitische Gattungen (z. B. *Camponotus*, *Plagiolepis*, *Prenolepis*). Ferner sind im baltischen Bernstein bereits mehrere Arten der heute ausschließlich tropischen Paussidengattung *Arthropterus* vertreten, u. s. w. Die klimatischen Verhältnisse an der damaligen Ostseeküste geben somit keine Erklärung dafür, weshalb gerade unter den dortigen Termiten sämtliche, heute so artenreiche Metatermitiden fehlen. Es scheint mir, dass wir vielmehr annehmen müssen, die Metatermitiden seien als phylogenetisch jüngste Isopterenfamilie damals noch wenig oder nicht entwickelt gewesen, während die Pro- und Mesotermitiden bereits zahlreich vorhanden waren.

Während diese Erwägungen für die Ansicht von Handlirsch sprechen, der den Termiten nur ein känozoisches Alter zuschreibt, tritt der beste Kenner der rezenten Termiten, Nils Holmgren, entschieden dafür ein, dass die Termiten bereits im Mesozoikum sich entwickelt haben müssen, und zwar aus Gründen der vergleichenden Morphologie und der Tiergeographie. Zwischen den *Protoblattoidea*, die schon im Perm verschwinden, und den *Mastotermitidae* des Eocäns, deren Flügelgeäder von jenem der ersteren abzuleiten ist, müssen doch während der langen mesozoischen Zwischenperioden irgendwelche reelle Bindeglieder in rerum natura existiert haben, wenn sie auch bisher noch nicht gefunden oder noch nicht als solche erkannt sind. Ein zweites Hauptargument für das mesozoische Alter der Isopteren leitet Holmgren aus der heutigen geographischen Verbreitung der Termiten ab, und dieses Argument ist der eigentliche Gegenstand der obenerwähnten Einleitung zum IV. Teile seiner „Termitenstudien".

Die Mastotermitiden, die älteste Termitenfamilie, die nur eine einzige noch lebende Art in Australien besitzt, waren in der ersten Hälfte der Tertiärzeit in Nordeuropa durch mehrere Arten vertreten[2]). Obwohl die Gattung *Mastotermes* ihrem Flügelgeäder nach zweifellos den primitivsten Isopterentypus darstellt, ist sie doch in ihrer Kastendifferenzierung „schon sehr weit fortgeschritten", wie Holmgren mit Recht betont. Gleich vielen anderen im III. Teil seiner „Termitenstudien" erwähnten Tatsachen der Termitenbiologie steht diese Erscheinung in schroffem Gegensatz zum „biogenetischen Grundgesetz", ungeachtet der schönen Reflexionen, welche G. v. Natzmer[3]) kürzlich wieder über die glänzende Bestätigung jenes Gesetzes durch die Insektenstaaten angestellt hat.

2) Siehe oben. Holmgren erwähnt erst eine (*Mastotermes croaticus*). Die drei englischen Arten waren ihm noch unbekannt.

3) Das biogenetische Grundgesetz im Leben der Insektenstaaten (Biol. Centralbl. 1915 Nr. 1, S. 30—36).

Unter den Protermitiden hält H. die *Termopsinae* ebenfalls für eine „uralte Termitengruppe", die am Ende der Sekundärzeit weit verbreitet war, und von welcher die heutigen drei Gattungen nur noch vereinzelte Reste sind. Im Oligocän, wo sie unter den Bernsteintermiten durch die noch lebenden Gattungen *Archotermopsis* und *Hodotermopsis* und die ausgestorbene Gattung *Xestotermopsis* vertreten sind, kamen sie noch weiter nördlich vor als ihre heutigen Arten, die auf der Westküste von Nordamerika leben. Unsere rezenten *Porotermes*-Arten sind wahrscheinlich die letzten Überbleibsel eben jener alten Termopsinenfauna, die über die ganze holarktische Region sich erstreckte; die *Parotermes*, die in den Florissantschichten von Colorado gefunden wurden, können sogar „mit ziemlich großer Sicherheit als *Porotermes*-Formen angesehen werden"; und die rezenten *Porotermes*-Arten, welche „in den südlichen Kontinenten fast die Südgrenze der gegenwärtigen Termitenverbreitung markieren", indem sie in Chile, im Kapland und in Südostaustralien überleben, sind als die letzten Reste der nach Süden gewanderten nördlichen Termopsinenfauna zu betrachten. Die *Stolotermes*, von denen zwei rezente Arten auf Neuseeland und in Tasmanien vorkommen, möchte Holmgren ebenfalls als „einen solchen stark verdrängten Zweig einer nördlichen, spätsekundären Fauna" ansehen. Ähnliches gilt für die *Calotermitinae* der heutigen Fauna, welche „gleich wie die *Hodotermitinae* und *Termopsinae* Vertreter einer uralten, wahrscheinlich der Sekundärzeit angehörenden weitverbreiteten Termitenfauna sind." Dass die *Calotermitinae*, die sehr zahlreiche rezente Formen zählen, sich von Norden nach Süden verbreiteten, wird auch dadurch nahegelegt, dass die *Calotermes* sens. str. in der baltischen Bernsteinfauna vorkommen; bezüglich ihrer Tibialbewaffnung verhalten sie sich ursprünglicher als alle jetzt lebenden bekannten Arten derselben Gattung. Man kann es daher H. nicht verdenken, wenn er den Caloterminen eine „Jura- oder Kreideverbreitung" über Europa, Asien und Nordamerika" zuschreibt und auf diesem Verbreitungswege auch die in Südamerika endemischen Gattungen *Eucryptotermes*, *Rugitermes* u. s. w. sich differenzieren lässt. Überhaupt bieten die Tatsachen der fossilen und der heutigen geographischen Verbreitung der Protermitiden eine starke Stütze für die Ansicht Holmgren's, dass wenigstens die primitivsten Termitenfamilien der Gegenwart bereits am Ende des Mesozoikums ihre Entwicklung im wesentlichen vollendet hatten. Wer diese Ausführungen Holmgren's aufmerksam liest, wird auch den auffallenden Parallelismus, der zwischen der fossilen und heutigen Verbreitung der ältesten Termiten einerseits und der ältesten Säugetiere (der Monotremen und Marsupialier) andererseits besteht, nicht übersehen können.

Für die Familie der Mesotermitiden lässt sich nicht ein so

einheitliches Verbreitungszentrum feststellen, da sie jüngeren Ursprungs ist als diejenige der Protermitiden. Für die *Rhinotermitinae* nimmt H. an, dass sie ihr ursprüngliches Zentrum in Ostasien hatten und möglicherweise erst von dort aus nach Afrika, Australien und Südamerika sich ausbreiteten, wo sie heute ebenfalls vertreten sind. Die *Coptotermitinae* lässt er einen ähnlichen, aber etwas späteren Weg verfolgen. Da sie auch auf Madagaskar vorkommen, müssen sie dorthin bereits vor der Trennung dieser Insel vom afrikanischen Festlande, also vor dem oberen Eocän, gewandert sein. Ganz eigenartig und einstweilen nicht aufklärbar ist die Verbreitung der Gattung *Arrhinotermes*, da ihre Arten fast ausschließlich insular sind in den vier verschiedenen Regionen, wo sie heute leben, nämlich im asiatischen, australischen, amerikanischen und madegassischen Gebiete. Die *Leucotermitinae*, die schon im Oligocän des baltischen Bernsteins als einzige Vertreter der Mesotermitiden sich finden und heute als die schädlichsten Haustermiten über alle Weltteile verbreitet sind, bilden die Nordgrenze der rezenten Termitenverbreitung, die nur wenig südlicher verläuft als im Oligocän. Ihr ursprüngliches Zentrum war vielleicht im paläarktischen Gebiete, von dem sie sich vor dem Ende des Oligocän auch über Nordamerika ausgebreitet hatten: andererseits aber meint H., ein ostasiatisches Zentrum würde der gegenwärtigen Verteilung der Arten besser entsprechen als ein europäisches, bezw. ein arktisches; denn in Südeuropa und Nordamerika leben heute nur sehr wenige Arten von *Leucotermes* gegenüber zahlreichen indischen, australischen und südamerikanischen. Referent möchte noch beifügen, dass die beiden nördlichsten *Leucotermes*-Arten der rezenten Fauna, *L. lucifugus* in Europa und *L. flavipes* in Nordamerika, vielleicht überhaupt erst in historischer Zeit dorthin verschleppt wurden durch den menschlichen Handelsverkehr. Wir kennen Beispiele von ostindischen Ameisen (*Prenolepis longicornis*), die samt ihren Gästen aus den Gattungen *Coluocera* und *Myrmecophila* auf dem portugiesischen Schiffswege von Ostindien nach Brasilien, Trinidad, den Azoren u. s. w. gelangten[4]). Die systematische Verwandtschaft zwischen dem ostindischen *Leucotermes indicola* Wasm., dem nordamerikanischen *L. flavipes* Koll. und dem europäischen *L. lucifugus* Rossi ist eine so äußerst nahe, dass einer erst in ganz rezenter Zeit erfolgten Differenzierung derselben infolge neuer klimatischer Verhältnisse nichts im Wege steht. Die Annahme einer ostasiatischen Heimat für *Leucotermes* würde sich auf diese Weise mit der extrem nördlichen Verbreitung einiger Formen ohne prähistorische Wande-

4) Siehe Wasmann, Zur Lebensweise einiger in- und ausländischen Ameisengäste (Ztschr. f. wissensch. Insektenbiologie I, 1905, Heft 8—10); Ameisenplagen im Gefolge der Kultur (Stimmen aus Maria-Laach, LXXXVII, 1913—14, Heft 10).

rungen leicht vereinbaren lassen. Für *Leucotermes flavipes*, der in Nordamerika eine weite Verbreitung besitzt, dürfte es allerdings wahrscheinlicher sein, dass er entweder ein Relikt der dortigen Tertiärfauna ist oder ein Einwanderer, der im Pliocän über den Isthmus von Südamerika herkam, zumal auf demselben Wege auch *Eutermes*-Arten, die zweifellos neotropischen Ursprungs sind, in die Südstaaten der Union gelangten. Dagegen besitzt es für den sporadisch im Mittelmeergebiete lebenden *Leucotermes lucifugus*[5]) größere Wahrscheinlichkeit, dass er kein Relikt der voreiszeitlichen Tertiärfauna Europas ist, sondern erst nachträglich durch den portugiesischen Schiffsverkehr aus Ostindien eingeschleppt wurde. Hierfür spricht insbesondere seine große Häufigkeit auf Madeira (Hartung, Wollaston, Heer!), welche der Häufigkeit der aus Ostindien ebendort eingeführten *Prenolepis longicornis* Ltr. mit ihrem Gaste *Coluocera oculata* Bel. (= *maderae* Wollast.) völlig analog ist.

Seine Untersuchungen über die beiden genannten Termitenfamilien glaubt Holmgren (S. 15) mit dem Satze beschließen zu dürfen: „Die gegenwärtige geographische Verbreitung der Pro- und Mesotermitiden scheint deutlich auf eine nördliche, die ganze holarktische Region umfassende Fauna hinzudeuten, welche (vom oberen Jura) bis zum Eocän als Zentrum der Pro- und Mesotermitidenverbreitung gedient haben kann." Diese Schlussfolgerung ließ sich allerdings für die Protermitiden besser begründen als für die Mesotermitiden, wo sie keine ebenso große Wahrscheinlichkeit beanspruchen kann, da die Verbreitung der letzteren als der jüngeren Familie sich viel mannigfaltiger kompliziert.

In noch höherem Grade gilt dies für die spezialisierteste und jüngste unter den vier Termitenfamilien, für die Metatermitiden, die im Tertiär überhaupt noch keine Vertreter aufweist[6]). Dagegen sind unter den afrikanischen Kopaltermiten, die v. Rosen untersuchte (1912, S. 332 ff.) Metatermitiden, und zwar auch im Soldaten- und Arbeiterstande, vorhanden.

Die Ausführungen Holmgren's (S. 16—29) zeigen, auf welche Schwierigkeiten die phyletische Ableitung bei den Metatermitiden im einzelnen stößt wegen der geographischen Verbreitung der betreffenden Gattungen. Die *Termes*-Reihe ist eine der am meisten lokal begrenzten Gruppen. Die Gattung *Macrotermes* kommt in Westafrika und im indisch-ceylonischen Gebiet vor, fehlt dagegen merkwürdigerweise in Ostafrika. Die Gattung *Syntermes* ist ausschließlich südamerikanisch, wo sie entstanden sein muss. Das „Ur-

5) Siehe die Fundortsangaben bei Hagen, Monographie der Termiten (Linnaea Entomologica XII, 1858), S. 178—179.

6) Die älteren Bestimmungen fossiler Termiten sind durch v. Rosen sämtlich revidiert worden.

zentrum" der ungeheuer artenreichen Gattung *Eutermes*, deren Soldaten Nasuti mit rudimentären Oberkiefern sind, verlegt H. nach Südamerika und lässt Vertreter derselben von dort im oberen Oligocän oder im unteren Miocän nach Australien wandern und von da erst im Pliocän nach der orientalischen Region; in entgegengesetzter Richtung kamen *Eutermes*-Arten gleichfalls aus Südamerika im Miocän nach Afrika, von dort nach Madagaskar und schließlich nach Vorderindien. Hier verfügen wir erst über recht schwanke Hypothesen, wie diese Beispiele zeigen.

Am Schluss seiner Einleitung zum IV. Band der „Termitenstudien" (S. 30—31) gibt Holmgren eine Zusammenfassung über die orientalische Termitenfauna und ihre teils nördlichen, teils südlichen, teils östlichen, teils westlichen, teils endemischen Komponenten. Dann beginnt die systematische Monographie der Termiten der orientalischen Region, mit zahlreichen Neubeschreibungen. In der Gattung *Odontotermes* scheint dem Referenten die Spaltung der Arten vielleicht etwas zu weit getrieben.

Der IV. Band dieser „Termitenstudien" Holmgren's wird für jeden Zoologen, der sich für Klärung des schwierigen Deszendenzproblems interessiert, manches Lehrreiche bieten. Überdies ist unsere Kenntnis der geographischen Verbreitung der Termiten und die spezielle Termitensystematik der orientalischen Region durch diese Arbeit wesentlich gefördert worden.

---

## Über künstliche Fütterung und Verdauungsversuche mit Blutegeln.

Von Privatdozent Dr. med. et phil. **Leopold Löhner.**
(Aus dem physiologischen Institut der Universität Graz.)

Die folgenden Zeilen berichten von Fütterungsversuchen mit Blutegeln, durch die günstige Bedingungen für verdauungs- und geschmacksphysiologische Untersuchungen geschaffen werden sollten. Wegen der außerordentlich langsamen Verdauungsvorgänge und der aufgenommenen großen Nahrungsmengen schienen die Egel für diesen Zweck sehr geeignete Objekte zu sein. Es kam nur darauf an, eine Methode für künstliche Fütterung auszuarbeiten, um auch die spontane Aufnahme einer Reihe von Substanzen, die sonst als Nahrung nicht in Betracht kommen, zu erreichen.

Kieferegel, wie unsere *Hirudo medicinalis* L., sind bekanntlich nicht imstande, Blut direkt aufzunehmen, wenn man sie in einem Gefäße mit dieser ihrer natürlichen Nahrung zusammenbringt. Sie müssen Gelegenheit haben, nach vorausgegangenem Festsaugen ihren Saug- und Pumpmechanismus in Gang zu setzen. Dieses

Moment muss natürlich berücksichtigt werden, wenn man die Aufnahme irgendwelcher Substanz erzielen will.

Die Methode der künstlichen Fütterung, die ich schildern will, eigentlich ein Kolumbusei an Selbstverständlichkeit, hat doch auf einige Umstände Rücksicht zu nehmen, bei deren Nichtbeachtung, wie ich mich anfangs nur zu oft überzeugen konnte, das Gelingen in Frage gestellt wird. Die Methode besteht, kurz gesagt, darin, ein die betreffende Flüssigkeit enthaltendes Proberöhrchen mit einem Stückchen Tierfell zu verbinden und den Egel daran sich ansaugen zu lassen. Damit das Tier nicht nach kürzester Zeit wieder loslässt, ist es nötig, das über die Öffnung zu stehen kommende Fellstück in einer entsprechenden Ausdehnung von den Haaren zu befreien und sodann durch flache Scherenschnitte auf eine möglichst dünne, aber noch als Verschluss wirkende, flüssigkeitsundurchlässige Lamelle zuzuschneiden. Damit der Egel sich rasch und gerne festsaugt, ist es ferner notwendig, das Röhrchen vorher im Wasserbade auf etwa 40° C zu erwärmen. Sobald das Tier mit Hilfe seiner Kiefer die charakteristisch geformte, dreiblattähnliche Öffnung in die Lamelle gesägt hat und Flüssigkeit aufsaugt, beginnt sich im Röhrchen ein immer stärker werdender negativer Druck zu entwickeln, der die Saugarbeit erschwert und vorzeitig zu Ende bringt. Es empfiehlt sich daher, mit einer Nadel in der Membran vorsichtig ein kleines Loch zu stechen; man kann dann das Aufsteigen von Luftblasen in der Flüssigkeit im Rhythmus der Saugarbeit verfolgen.

Auf diese Weise wird von den Egeln defibriniertes Blut, aber auch Serum, sehr gerne angenommen. Schon schwerer wird das Ansaugen erreicht, wenn lediglich reine physiologische Kochsalzlösung oder eine andere indifferente Flüssigkeit vorliegt. Die Tiere suchen dann aufgeregt umher, es scheint aber doch der richtige chemische Anreiz zu fehlen, der demnach nicht oder nicht ausschließlich in der blutleeren tierischen Membran liegen kann, sondern von der Flüssigkeit ausgeht und sich durch die Membran hindurch geltend macht. Dass aber das Tierhäutchen trotzdem eine Rolle spielt, geht daraus hervor, dass andere Materialien, wie z. B. dünnes Pergamentpapier u. dergl. sich für vorliegenden Zweck ungeeignet erwiesen.

Um die Aufnahme einer derartigen Flüssigkeit zu erreichen, ging ich nun so vor, dass ich den Egel sich an einem Serumröhrchen festsaugen ließ, das Fellstück dann abzog und über ein anderes, die betreffende Flüssigkeit enthaltendes stülpte; bei raschem und vorsichtigem Arbeiten gelingt diese Übertragung meist, ohne dass das Tier loslässt.

Man kann aus dem abgehobenen Fellstücke, das man mit Nadeln in einem geeigneten Rähmchen befestigt, auch rasch ein

kleines Trichterchen formen, an dessen tiefstem Punkte der Egel saugt. Mit Hilfe ausgezogener Glasrohre können nun verschiedene Flüssigkeiten tropfenweise zugesetzt und auch schnell gewechselt werden. Diese Anordnung erlaubt die Beobachtung des Kieferspieles und der ganzen Saugarbeit und ermöglicht auch das reaktive Verhalten auf den Zusatz bestimmter Flüssigkeiten oder verschiedener Flüssigkeitskonzentrationen am genauesten zu verfolgen.

In gleicher Weise wie Proberöhrchen habe ich schließlich auch mit verschließbarem Zu- und Abflusse versehene Durchströmungsgefäße verwendet, die gleichfalls dem schnellen Flüssigkeitswechsel dienten und zwischendurch noch eine gründliche Ausspülung mit physiologischer Kochsalzlösung möglich machten.

In allen diesen Fällen soll man es dem saugenden Egel möglichst bequem machen und darauf Rücksicht nehmen, dass er nicht frei herabhängt. Die Unterlage, — ich verwendete zusammengeballte, feuchte Tücher —, darf aber jedenfalls nicht zu fest andrücken und ihn in seinem Bewegungsvermögen behindern.

Nachdem die technische Seite der Aufgabe in dieser Weise gelöst war, konnte an die Durchführung verschiedener Versuchsreihen gegangen werden.

Zuerst war die Frage zu beantworten, welche Substanzen, bezw. welche Konzentrationen von Lösungen von den Egeln angenommen werden, welche nicht. Aus dem Verhalten serumsaugender Egel bei Flüssigkeitswechsel konnten Schlüsse auf das Geschmacksempfinden, auf den chemischen Sinn dieser Tiere, gemacht werden. Das sofortige Loslassen eines eben noch saugenden Tieres stellt ein einfaches Kennzeichen dafür dar, dass eine bestimmte Substanz als von der vorhergehenden chemisch verschieden, und zwar im abstoßenden Sinne wirkend, perzipiert wird. Aber auch schon die Beobachtung des Kieferspieles beim Saugakte und die Feststellung von Rhythmusänderungen oder -störungen auf Zusatz gewisser Stoffe gibt in jenen Fällen einen feinen Indikator für das chemische Perzeptionsvermögen ab, in denen ein plötzliches Abstoßen nicht statthat.

Hervorgehoben sei hier namentlich die Feststellung, dass körperwarme physiologische Kochsalzlösung als „zweite Flüssigkeit“ immer anstandslos weitergesaugt wird, ohne dass irgendein Reflex zu bemerken wäre. Die Qualität „Salzig“ von Serum und Kochsalzlösung, für uns Menschen das wichtigste gemeinsame Geschmackskennzeichen dieser beiden Flüssigkeiten, scheint demnach auch von diesen niederen Tieren als ähnlich perzipiert zu werden.

Wie danach vorauszusetzen war, bereitet die Erzielung der Aufnahme nicht zu dichter Suspensionen von an und für sich unlöslichen Substanzen in physiologischer Kochsalzlösung keinerlei Schwierigkeiten. Von dieser für verdauungsphysiologische Studien wertvollen Möglichkeit wurde des öfteren Gebrauch gemacht und

so z. B. die Verfütterung von Suspensionen gewaschener Erythrozyten oder Leukozyten, von verschiedenen Stärkekörnchen, von Holzkohleteilchen u. s. w. durchgeführt. Auch die Aufnahme von Farbstoffen und Indikatoren wurde auf gleiche Weise erreicht, so die von Karmin, Lackmus, Kongorot und Natriumalizarinsulfonat.

Das Angenommenwerden beschränkt sich aber durchaus nicht nur auf salzig schmeckende Lösungen; wenn auch weniger gerne und in kleineren Mengen, werden doch auch noch andere Flüssigkeiten, wie Brunnenwasser, Rohrzuckerlösungen von etwa 5% abwärts und Milch weiter gesaugt. Zusätze geringer Mengen von Substanzen, deren Annahme sonst verweigert wird, zu physiologischer Salzlösung oder Serum wird vertragen. Es konnte für eine Reihe von Substanzen mit ziemlicher Genauigkeit die Konzentration ermittelt werden, bei der das Loslassen mit Sicherheit eintritt. Auf diese geschmacksphysiologischen Versuche, die anderen Ortes[1]) geschildert werden sollen, möchte ich hier nicht weiter eingehen.

Durch Messungen der verbrauchten Flüssigkeitsvolumina und Wägungen der Tiere vor und nach der Aufnahme konnten auch genaue quantitative Bestimmungen über die Verbrauchsmengen verschiedener Stoffe gemacht werden. Es zeigte sich, dass Serum und Kochsalzlösung unter den gegebenen Bedingungen in ebenso großen, ja wegen der verringerten Arbeitsleistung vielleicht in noch größeren Mengen als Blut unter natürlichen Verhältnissen gesaugt werden. Die Menge, die von einem erwachsenen, ausgehungerten Individuum vertilgt werden kann, übersteigt mitunter 10 $cm^3$ und beträgt demnach ein Vielfaches des Eigengewichtes. Teilweise Füllung des Darmsystems, von einer vorhergehenden Nahrungsaufnahme herrührend, beeinflusst natürlich in gewissem Grade die Leistungsfähigkeit; andererseits ist die Gier der Tiere so groß, dass sie durch eine bestimmte Zeit — ich ermittelte im Durchschnitte 15—30 Minuten — vom Saugen nicht ablassen können. Die maximale Aufnahme, nach der die Tiere zu einer prall gefüllten, unförmlichen und kaum bewegungsfähigen Walze werden, erreichte ich daher in der Weise, dass ich Fütterungen in einem Abstande von etwa 2 Tagen einander folgen ließ. War die aufgenommene Flüssigkeit Kochsalzlösung, so werden die Tiere im durchfallenden Lichte durchscheinend und lassen besonders das Bauchmark deutlich erkennen.

Pütter[2]) erwähnt die Beobachtung, dass Blut bei längerem Verweilen im Egeldarme als einzige merkliche Veränderung eine Eindickung zu sirupöser Konsistenz aufweist. „Das Blut war also

1) Voraussichtlich: Archiv für die gesamte Physiologie.

2) Pütter, Der Stoffwechsel des Blutegels. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 6, 1907, S. 217, und Bd. 7, 1908, S. 16.

im Darm des Egels sehr viel wasserärmer geworden, wasserärmer als die Gewebe des Tieres selbst, was einen aktiven Wassertransport durch die Zellen der Darmwand bedeutet.“ Ich kann diese Angaben vollkommen bestätigen und möchte noch bemerken, dass sich gleichzeitig mit der fortschreitenden Eindickung des Darminhaltes eine Volums- und Gewichtsabnahme des Gesamttieres ermitteln lässt. Diese Eindickung ist auch für verfüttertes Serum festzustellen; interessant ist die Beobachtung, dass sich in diesem Falle der Prozess bedeutend rascher vollzieht und dass die Gewichtsabnahme nach etwa 2 Wochen bereits so weit gediehen ist als bei Blutsverfütterung nach ebenso vielen Monaten. Ganz besonders schnell verläuft aber die Gewichtsabnahme, wenn nur physiologische Kochsalzlösung eingepumpt wurde. Schon nach wenigen Tagen ist das Volumen dieser Tiere nur mehr wenig größer als vor der Fütterung, alles Erscheinungen, die offenbar mit der verschiedenen Diffusionsgeschwindigkeit kristalloider und kolloidaler Lösungen durch die Darmwand zusammenhängen. Die Flüssigkeitsabgabe von seiten des Tieres nach außen muss dann in allen diesen Fällen durch Exkretionsvorgänge, sei es nun durch emunktorielle Exkretion oder durch allgemeine Oberflächen-Exkretion, stattfinden, keinesfalls aber durch Brech- oder Defäkationsakte. Flüssigkeitsabgaben auf letzteren Wegen kommen auch des öfteren vor; sie sind aber stets durch Verunreinigungen des Aufenthaltswassers leicht zu erkennen und von jenen anderen zu unterscheiden.

Um Darminhalt für Untersuchungszwecke zu gewinnen, ohne das Tier opfern zu müssen, bediente ich mich eines alten Volksmittels, das bezweckt, den Egel zum Loslassen und Regurgitieren des eben gesaugten Blutes zu bringen. Das Mittel besteht in Bestreuen mit Kochsalz. Ich zog später konzentrierte Kochsalzlösung vor und fand das Bepinseln des Kopfendes am wirksamsten, das eventuell noch durch kopfwärts gerichtete Massage unterstützt werden kann.

Über die außerordentliche Langsamkeit der Verdauungsvorgänge bei den Hirudineen liegen bereits zahlreiche Angaben vor[3]); ich möchte hierzu bemerken, dass sich auch nach Verfütterung gewaschener Erythrozyten in Kochsalzlösung die Verhältnisse nicht wesentlich anders gestalten und dass man auch in diesem Falle noch nach Monaten mehr oder minder unveränderte Blutkörperchen antrifft. Fütterungsversuche mit Leukozytensuspensionen, hergestellt nach dem Hamburger-Hekma'schen Verfahren[4]), brachten das Er-

3) Vgl. W. Biedermann, Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Winterstein, Handb. d. vergl. Physiol. Bd. II/1, 1911, S. 540—551.

4) H. J. Hamburger, Physikalisch-chemische Untersuchungen über Phagozyten. Ihre Bedeutung von allgemein biologischem und pathologischem Gesichtspunkt. Wiesbaden 1912 (J. F. Bergmann), S. 2—13.

gebnis, dass sich die sogen. Mastzellen des Pferdeblutes am wenigsten widerstandsfähig gegen die Verdauung erwiesen und früher als die anderen Leukozyten Auflösungserscheinungen erkennen ließen.

Um festzustellen, ob im Verdauungstrakte dieser, an eine so einseitige Ernährung angepassten Tiere auch diastatische Enzyme gebildet werden, verfütterte ich Stärkesuspensionen in physiologischer Kochsalzlösung und prüfte den Darminhalt nach $^1/_2$, 1, $1^1/_2$ und 2 Monaten. Das Ergebnis war, dass zu allen Zeiten völlig unveränderte Stärkekörnchen (Weizen- und Kartoffelstärke) in großer Menge aufzufinden waren. Aus diesen negativen Befunden durfte natürlich noch nicht auf das Fehlen eines diastatischen Enzyms geschlossen werden und das um so weniger, als schon die ungewöhnliche Langsamkeit der Verdauung überhaupt zur Vorsicht mahnt. Durchmustert man nach Ablauf des ersten Monats mehrere Gesichtsfelder mit Sorgfalt, so trifft man aber immer auf Bruchstücke von Körnern, vereinzelt auch auf ganze Körner, die unverkennbare Korrosionserscheinungen aufweisen. Der Gedanke war daher naheliegend, dass die festere, stärkezellulosereiche Außenschichte der intakten Körnchen erst nach sehr langer Zeit aufgelöst wird, dass dagegen mechanisch verletzte Körnchen alsbald angegriffen werden. Es wurden daher bei späteren Versuchen die Stärkekörnchen vor der Verfütterung in der Achatreibschale möglichst zertrümmert; die Bilder, die dann, besonders bei Verwendung von Weizenstärke, erhalten wurden, sprachen für die Richtigkeit obiger Ansicht. Dass dabei Bakterientätigkeit mitwirken könnte, kann nicht in Abrede gestellt werden. ist aber nicht sehr wahrscheinlich, da die Darmsekrete der Egel stark bakterizide Substanzen enthalten und bekanntlich auch die Blutfäulnis verhindern.

Wie bereits erwähnt, wird merkwürdigerweise auch Milch gerne und in nicht unbeträchtlichen Mengen aufgenommen. Im Vergleiche zu Kontrollproben mit Milchgerinnung durch Selbstsäuerung erfährt der Gerinnungsvorgang im Egeldarme eine gewisse Verzögerung, keineswegs aber eine Aufhebung. Sobald der Ansäuerungs- und Gerinnungsprozess seinen Höhepunkt erreicht hat, scheint es dem Egel schlecht zu bekommen. Der Darminhalt wird, von gleichzeitig gefütterten Tieren nahezu gleichzeitig, spontan in ein- oder mehrmaligem Akte, regurgitiert. Die erbrochenen Massen bestehen aus käsigen Gerinnseln, die stark sauer riechen. Der Zeitpunkt, in dem der Brechakt, und offenbar damit zusammenhängend die vorausgehende Gerinnung, einsetzt, hängt von der Außentemperatur ab. Bei durchschnittlich 15° C konnte ich diese Vorgänge nach etwa 72 Stunden, bei 25° C schon nach 36 Stunden feststellen.

Die Tatsache, dass Serum und Serumverdünnungen so gerne angenommen werden, forderte zur Anstellung gewisser serologischer Versuche, über die ich zum Schlusse noch berichten möchte, ge-

radezu auf. Ohne weiteres gelingt es, das im Darmsysteme eines Egels vorgefundene Blut mit Hilfe der biologischen Eiweißdifferenzierungsmethode (Präzipitinmethode) seiner Herkunft nach zu bestimmen. Derartige Versuche sind aber, wie ich sehe, bereits von Uhlenhut[5]) angestellt worden.

Eine andere Frage, die ich mir vorlegte, war die, ob Immunkörper im Egeldarme eine rasche Zerstörung erleiden oder nicht. Mehrere Tiere wurden zu diesem Zwecke mit einem Antipferde-Kaninchenimmunserum gefüttert, das mit der Antigenverdünnung $^1/_{10000}$ noch merkbare Präzipitation ergab. Nach 14 Tagen wurden die Egel in der geschilderten Weise zum Regurgitieren des Darminhaltes gebracht. Die von manchen Tieren gewonnenen zähflüssigen, syrupösen Massen sind klar, hellgelb und frei von allen Beimischungen, die von anderen Individuen stammenden Portionen allerdings auch durch altes Blut und Fäzes mehr oder minder verunreinigt, gefärbt und trübe. Für die Versuche wurde nur möglichst reines Material ausgewählt, das, um es pipetieren zu können, mit etwas 0,85%iger Kochsalzlösung vermischt und angerührt wurde. Die untenstehende Tabelle bringt die Ergebnisse dieser Versuchsreihe nebst den Kontrollproben. Wie daraus entnommen werden

| Antigen | | Antikörper | | Präzipitation nach 10 Minut. | |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 cm³ $^1/_{10}$ | Pferdenormalserum | 0,1 cm³ | Antipferde-Kaninchenimmunserum nach Egeldarmpassage | stark | Hauptversuch |
| 1 cm³ $^1/_{100}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | stark | |
| 1 cm³ $^1/_{1000}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | stark | |
| 1 cm³ $^1/_{10000}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | deutlich | |
| 1 cm³ $^1/_{10}$ | Pferdenormalserum | 0,1 cm³ | Antipferde-Kaninchenimmunserum ohne Egeldarmpassage | stark | Kontrollversuch I |
| 1 cm³ $^1/_{100}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | stark | |
| 1 cm³ $^1/_{1000}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | deutlich | |
| 1 cm³ $^1/_{10000}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | Spur | |
| 1 cm³ $^1/_{10}$ | Pferdenormalserum | 0,1 cm³ | Kaninchennormalserum nach Egeldarmpassage | — | Kontrollversuch II |
| 1 cm³ $^1/_{100}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | — | |
| 1 cm³ $^1/_{1000}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | — | |
| 1 cm³ $^1/_{10000}$ | „ | 0,1 cm³ | „ | — | |

5) Zitiert nach M. Seber, Moderne Blutforschung und Abstammungslehre. Frankfurt a. M. 1909 (Neuer Frankfurter Verlag), S. 22.

kann, hat das Antiserum durch den 14tägigen Aufenthalt im Darme seine präzipitierende Kraft keineswegs eingebüßt; ja die Präzipitation in den höheren Antigenverdünnungen scheint hier beinahe stärker zu sein als die durch die entsprechende Kontrolle (I) veranlasste. Die Erklärung für diese Erscheinung wird man in der beträchtlichen Eindickung des Serums im Egeldarme zu suchen haben. Wie die Kontrollreihe II mit verfüttertem Kaninchennormalserum zeigt, bleibt in diesem Falle jede Art Niederschlagsbildung aus, ein Beweis, dass die Ausfällung im Hauptversuche tatsächlich durch eine typische Präzipitinreaktion zustande kommt.

Nach diesen Feststellungen waren die Vorbedingungen gegeben, die Präzipitinreaktion auch im Darminnern des lebenden Tieres eintreten zu lassen. Diesen Versuch, den ich lediglich als Kuriosum erwähnen möchte, stellte ich in der Weise an, dass ich mehrere Egel $^1/_{100}$ und $^1/_{1000}$ Verdünnungen von Pferdenormalserum (Verdünnungen hergestellt mit 0,85 %iger NaCl-Lösung) trinken ließ und sie am nächsten Tage zur Aufnahme von ein wenig Antipferde-Kaninchenimmunserum brachte. Zwingt man die Tiere bald darauf zum Regurgitieren, so erhält man eine leicht getrübte Flüssigkeit, aus der sich mit der Zeit ein weißer Bodensatz niederschlägt. Kontrolltiere, denen bei der zweiten Fütterung Kaninchen- oder Pferdenormalserum verabreicht wurde, lassen dagegen diese charakteristischen Serumtrübungen vermissen. Die Präzipitatbildung im Darme scheint für die Tiere ihrem Verhalten nach völlig indifferent zu sein.

## Zusammenfassung.

1. Unter Beobachtung einer näher geschilderten Methodik gelingt die künstliche Fütterung von Kieferegeln (*Hirudo medicinalis* L.) unschwer.

2. Auf diese Weise wurde neben Blut die Verfütterung von Seren, physiologischer Kochsalzlösung, verschiedenen Suspensionen und Zusätzen zu Kochsalzlösung, Wasser, Zuckerlösung von weniger als 5 %, Milch u. s. w. durchgeführt und die Aufnahme dieser Substanzen erreicht.

3. Die Nahrung erfährt im Egeldarme eine Wasserverarmung und wird eingedickt. Dieser Prozess verläuft nach Aufnahme von Serum bedeutend schneller als nach der von Blut, nach der Verfütterung von Kochsalzlösung wieder um vieles rascher als nach der von Serum.

4. Mechanisch verletzte Stärkekörnchen (Weizen- und Kartoffelstärke) zeigen nach längerem Darmaufenthalte Korrosionserscheinungen. Ein schwach und langsam wirkendes diastatisches Enzym dürfte demnach wahrscheinlich in den Verdauungssekreten der Egel enthalten sein.

5. Die Gerinnung aufgenommener Milch wird nicht verhindert, aber etwas verzögert. Sobald die Gerinnung eingetreten ist — der Zeitpunkt hängt von der Außentemperatur ab —, wird der Darminhalt spontan regurgitiert.

6. Mit Serum eingebrachte Immunkörper (Präzipitine) erfahren im Egeldarme keine rasche Zerstörung. So konnte mit Antipferde-Kaninchenimmunserum, das sich durch 14 Tage im Darmtrakte befand, die Präzipitinreaktion anstandslos angestellt werden. Bei entsprechendem Vorgehen kann diese Reaktion auch im Darminnern des lebenden Tieres zustande kommen.

## Roux, Wilhelm. Die Selbstregulation ein charakteristisches und nicht notwendig vitalistisches Vermögen aller Lebewesen.

Nova acta. Abh. d. K. Leop.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturforscher. Bd. C. Nr. 2. 91 S. Halle a. S. 1914.

Die Erforscher des Entwickelungs- und Lebensgeschehens trennen sich heute in zwei scharf geschiedene Lager: die Mechanisten im Sinne Kant's und Roux' und die Vitalisten. Während ersteren das Lebewesen eine unendliche Fülle lockender, durch geistige Analyse und ihr angepasste Experimente bis zu noch nicht bestimmbarer Grenze „der Erforschung zugänglicher Probleme" bietet, ist für den Vitalisten im Grunde nur staunende Bewunderung möglich.

Der hauptsächlichste Grund für diese Verschiedenheiten der beiden Forschungsrichtungen liegt darin, dass ihre Vertreter verschiedene Ursachen für das Entwickelungsgeschehen annehmen wollen, darüber zu einer Übereinstimmung bisher nicht gelangen konnten und wie wir sehen werden, auch nicht gelangen können. Die beiden einander gegenüberstehenden Richtungen schließen sich also gegenseitig aus und es frägt sich nur, welche von beiden die richtige ist. Diese Entscheidung zugunsten der mechanistischen Richtung zu fällen und damit die Nichtberechtigung des Vitalismus aufs exakteste nachzuweisen, hat Roux in der vorliegenden Schrift unternommen.

Der Kernpunkt der Frage ist dabei: wie der heute noch mechanistisch unerklärte Teil des Lebensgeschehens aufgefasst werden muss. Der Vitalismus sieht sich hierfür zur Annahme eines zweckt ätig „gestaltenden" Agens, einer Entelechie (Driesch), eines Archeus (gestaltenden Urprinzips von Paracelsus) u. dergl. gedrängt. Für die mechanistische Erforschung des Entwickelungsgeschehens, also für die von ihm begründete und benannte „Entwickelungsmechanik" hat dagegen Roux die Aufgabe gestellt, rein kausale, also „beständig" gestaltende Wirkungsweisen aufzusuchen, welche das Entwickelungsgeschehen hervorbringen.

Roux weist nun besonders darauf hin, dass eine vitalistische Autonomie (d. h. das eigenen Gesetzen Unterworfensein) des Lebensgeschehens im Sinne von Driesch nicht dadurch erwiesen ist, wenn

solches Geschehen sich heute noch nicht mechanistisch erklären lässt. Die vitalistisch-entelechetische Erklärung erklärt doch eigentlich kein einziges Geschehen und ist außerdem nicht die einzig mögliche Deutung.

So handelt es sich nach Roux in dem Unvermögen der Maschinen, sich selber ausbessern und fehlende Teile ergänzen zu können und dass isolierte Teile einer Maschine nicht eine ganze neue Maschine produzieren können, wie dies Lebewesen (bei der Selbstvermehrung, Reparation, Regeneration etc.) tun, um das den gewöhnlichen Maschinen fehlende, den Lebewesen dagegen als eine elementare und charakteristische Eigenschaft zukommende Regulationsvermögen, welches aber keine „Beweise" vitalistisch autonomen Geschehens im Sinne Driesch's darstellt. Das eigentliche Problem der Vermehrung der Lebewesen beruht nach Roux wesentlich nur auf der von ihm „sogen. Assimilation" des Keimplasmas. Dass letztere Substanz aber dasjenige leistet, wozu sie geeignet und wodurch sie gezüchtet worden ist, ist doch nichts Metaphysisches, dazu bedarf sie keiner Entelechie.

Seine Stellungnahme begründet Roux in seiner Arbeit, indem er von der von ihm ausgebauten „funktionellen Definition" des Lebens nach den neun Lebensbedingungen (Selbstveränderung, Selbstausscheidung, Selbstaufnahme, Selbstassimilation, Selbstwachstum, Selbstbewegung, Selbstvermehrung, Vererbung, Selbstentwickelung) ausgeht und dann das von ihm vor mehr als 30 Jahren erkannte, früher fehlende Charakteristikum der Lebewesen die „Selbstregulation" in der Ausübung aller Leistungen genauer entwickelt, begründet und als eigenartigstes allgemeines Merkmal des Lebewesens genauer bezeichnet.

Die Selbstregulationen haben den Anschein, als würden sie durch ein zwecktätiges Agens geleitet. Roux dagegen legt dar, dass die phylogenetische Entstehung dieser Regulationen gleich derjenigen der neun Elementarfunktionen der Lebewesen und gemeinsam mit ihnen auch durch Züchtung aus zufälligen Variationen vorstellbar ist. Die anscheinenden Zweckmäßigkeiten können daher als bloße „Dauerfähigkeiten" beurteilt werden. Die ersten, einfachsten Lebewesen können somit im Laufe von längeren Zeiträumen durch „sukzessive Züchtung der Elementarfunktionen" unter Aufspeicherung dauerfähiger Variationen entstanden sein, ohne dass hierfür ein metaphysisches, gestaltendes Agens, eine „Gestaltungsseele" behufs Determination des Geschehens nötig ist.

Da alle diesbezüglichen gegenteiligen Beweise Driesch's nur apagogischer Art sind, also darauf beruhen, dass anderes nicht möglich, nicht denkbar sei, so haben sie keine Beweiskraft mehr, nachdem durch Roux dargetan ist, dass eine andere Erklärungsweise „möglich", denkbar ist. Damit sind dem Vitalismus seine besten, seine „prinzipiellen" Stützen entzogen.

Aber auch in anderer Hinsicht enthält der fesselnd geschriebene Aufsatz Roux' viel Lesenswertes. Vor allem sind die Ausführungen über die Selbstregulation durch Roux, welcher letztere zuerst als allgemeines Charakteristikum der Lebewesen erkannt hat und

die Ableitung ihrer Notwendigkeit aus der großen Dauer der Lebewesen im Wechsel der Umstände überaus klar und übersichtlich gefasst, ebenso die allgemeinen Darlegungen über die organischen Regulationen und die Wiedergabe der von Roux zuerst gegebenen prinzipiellen Lösung des Regenerationsproblems. Sie werden von allen denjenigen, welche für Entwickelungsmechanik und kausalmorphologisches Denken Interesse besitzen, gerne gelesen werden.

Auch die kleineren Abschnitte, wie die scharf umschriebene kurze Definition des Lebewesens werden weiteste Kreise interessieren, Abschnitte wie der über falsche Buchführung der Vitalisten sind Meisterstücke exakter wissenschaftlicher Beweisführung. Den ganzen Gedankenreichtum, der in dem Werke enthalten ist, kann diese kurze Besprechung einiger Hauptresultate nicht voll wiedergeben, dazu muss man das Buch selbst lesen. Und das getan zu haben, wird jeden Leser dauernd bereichern.

Diese Schrift des Begründers der Entwickelungsmechanik ist die strikteste Widerlegung des Vitalismus; sicher geeignet, die nicht wenigen derzeitigen Forscher, welche jetzt diesem Irrlicht zu folgen sich versucht fühlen, zur exakten Forschung zurückzuführen und andere von ihm abzuhalten. **Albert Oppel**, Halle a. S.

## Brehm's Tierleben.

Vierte, vollständig neubearbeitete Auflage. 3. Bd. Die Fische. Von Alfred Brehm. Unter Mitwirkung von Viktor Franz neubearbeitet von Otto Steche. Mit 59 Abbildungen nach Photographien auf 10 Doppeltafeln, 172 Abbildungen im Text, 19 farbigen und 34 schwarzen Tafeln von C. Bessiger, A. Fiedler, P. Flanderky, W. Kuhnert und G. Mützel, sowie 1 Kartenbeilage. Leipzig und Wien, 1914. Bibliographisches Institut.

Der Verfasser des neuen Fischbandes hat es zweifellos nicht leicht gehabt. Die Einteilung des Werkes ist so, dass von den 13 Bänden je 4 auf die Säuger und Vögel, 2 auf Reptilien und Amphibien, dagegen nur 3 Bände auf das ganze übrige Tierreich kommen. Selbst wenn man annimmt, dass die Mehrzahl der Leser den 12000 Arten von Fischen kein so großes Interesse entgegenbringt als den höheren Wirbeltieren, so ist es doch betrüblich, zu sehen, dass Fische und Nagetiere ungefähr gleichviel Text zugebilligt erhalten haben. Noch trauriger wird es sein, wenn man sehen wird, dass eine Drittelmillion Insekten nebst Tausendfüßlern, Spinnen- und Krebstieren auch nur einen Band bekommen haben — wie wird da das ungeheure und so interessante biologische Material zusammengedrängt werden müssen, wie wenig wird man da der Farben- und Formenpracht der Insekten, die im ganzen Tierreich kaum ihresgleichen haben, gerecht werden können!

Also, es ist dem Verfasser wirklich nicht leicht gemacht worden, seine Aufgabe zu lösen; um so mehr als er außer den Fischen (von denen die Cyclostomen mit Recht als besonderer Stamm abgetrennt und allen übrigen Wirbeltieren, den Gnathostomen gegenübergestellt werden) noch die Tunicaten und Leptocardier in seinem Band unterbringen musste. Den Raum für die Mitteilung der mächtig angewach-

senen neueren Forschungsergebnisse auf dem Gebiete der Fischkunde – und wie sehr unsere Kenntnisse sich hier vermehrt haben, kann man leicht ermessen, wenn man nur an einige Hauptpunkte denkt: die Entwicklungsgeschichte der Lurchfische und von *Polypterus*, die Entwicklung und die Wanderungen der Aale, und überhaupt die Lebensgeschichte der wichtigsten Nutzfische: Dorsch, Häring u. s. w.; die Altersbestimmung der Fische, die Tiefseebewohner und ihre Leuchtorgane, die Lebensweise der zahlreichen, in den letzten Jahrzehnten eingeführten und im Aquarium gezüchteten ausländischen Süßwasserfische, namentlich der Maulbrüter, Kärpflinge, Schmetterlingsfische u. s. w. — dieser Raum konnte nur gewonnen werden durch Streichen der in der früheren Auflage noch reichlichen Spielraum genießenden Schilderungen alter Schriftsteller und durch kurze Zusammenfassung des Tatsachenmaterials. Dadurch ist es auch gekommen, dass vom alten „Brehm" viel weniger bleiben konnte als in den früheren Bänden. Es konnte natürlich auch auf genaue Einzelbeschreibungen, die etwa zur Bestimmung aller behandelten Arten ausreichen sollten, unmöglich eingegangen werden; die Erkennung der wichtigsten Formen wurde durch Vermehrung der Abbildungen, von denen die zahlreichen, oft ausgezeichneten photographischen Aufnahmen besonders bemerkenswert sind, ermöglicht. Ebenso konnte aus Gründen der Raumersparnis aus Formengruppen gleicher Lebensweise immer nur eine oder wenige Arten in dieser Beziehung geschildert werden.

Der Verfasser hat aber nicht nur alles, was in der rein wissenschaftlichen Literatur über den Gegenstand zusammengetragen ist, sorgfältig benützt, sondern auch den deutschen Aquarienzeitschriften, die so viele interessante Beobachtungen über Lebensweise und Fortpflanzung von heimischen und fremdländischen Fischen in Gefangenschaft enthalten, soviel nur der Raum gestattete, entnommen, so dass man wohl sagen kann, dass sowohl der Zoologe von Beruf eine ausreichende und wissenschaftlich einwandfreie Belehrung aus dem Bande schöpfen kann, als andererseits derjenige, der ohne weitergehende wissenschaftliche Absichten, als Beobachter, Pfleger und Züchter sich mit Fischen befasst, in klarer Fassung alles Wissenswerte erfährt.

Was die nicht photographischen Abbildungen anbelangt, so sind sie von sehr ungleicher Güte; am besten im allgemeinen diejenigen, welche von Thumm herrühren und Aquarienfische darstellen, am schwächsten wohl manche von Flanderky, die oft etwas Ruppiges an sich haben, wie es wohl alte größere Fischpräparate aufweisen, die schon vor längerer Zeit aus dem Spiritus herausgenommen wurden, wie z. B. die Nilhechte und der so selten gut abgebildete Schlammfisch (*Amia calva*), *Heterotis* u. a. — Die alte Abbildung von Hausen und Stör (Tafel bei S. 140), auf der der Stör wie das Junge vom Hausen aussieht, obwohl beide Arten recht leicht unterscheidbar sind, hätte wohl durch eine bessere ersetzt werden können. Die so überaus farbenprächtigen Korallenfische aus den Gruppen der Chaetodontiden etc. sind auf der Farbentafel (bei S. 423) überaus stiefmütterlich behandelt und diese Tafel

vermag auch nicht im entferntesten den überwältigenden Eindruck der wundervollen Färbung dieser Fische wiederzugeben; für ein einigermaßen entsprechendes Bild hätte der Referent gerne auf die farbigen Abbildungen von Dorsch und Häring verzichtet, ebenso auf die der Goldmakrele, die, so gut sie gemeint ist, doch zu viel von einem kolorierten Bilderbogen an sich hat, und die der Bachforelle, die noch sehr an die alte Schubert'sche Naturgeschichte erinnert.

Für die Verbreitungskarten gilt dasselbe, was an anderer Stelle im Referat über die Reptilienbände (Verh. zool. bot. Ges. Wien, Jahrg. 64, 1914, p. 85) gesagt wurde, doch ist die erste Karte, welche nur die Verbreitung der charakteristischen Familien erkennen lässt, besser geraten; warum freilich für das paläarktische und nearktische Gebiet die Siluriden, die doch so überaus spärlich vertreten sind, ferner im paläarktischen die Barben, die nur mehr schwache Ausläufer der indisch-äthiopischen Barbenfauna vorstellen, besonders verzeichnet sind, will dem Referenten ebensowenig einleuchten, wie das Fehlen der Cichliden und Ophiocephaliden in der äthiopischen Region.

Textlich wird wohl, wenn man die notgedrungene Beschränkung auf 590 Seiten berücksichtigt, kaum etwas einzuwenden sein, höchstens ein klein wenig mehr Hinweise in bezug auf die Verbreitung; *Polypterus senegalus* ist nicht nur in Westafrika, sondern auch im Weißen Nil überaus häufig, *Anabas* auch in Afrika vertreten, bei den Notopteriden ist gar keine Heimat angegeben; die Pappenheim'sche Ansicht über die Bedeutung der Säge bei *Pristis* wäre vielleicht zu erwähnen gewesen. Die Gewichtsangaben für bestimmte Längen verschiedener Fische sind etwas gering ausgefallen. — Die systematische Anordnung ist nach Goodrich; sie ist vielleicht etwas übersichtlicher als die von Boulanger.

**F. Werner.**

## Brehm's Tierbilder.

III. Teil. Säugetiere. 60 farbige Tafeln in Mappe. Leipzig und Wien 1915, Bibliograph. Institut, 4°.

Von der Auswahl der neuen farbigen Tafeln zu Brehm's Tierleben ist nun die 2. Abteilung als Sonderausgabe erschienen, nach den vor einem Jahre erschienenen Vögeln. Ihre Bedeutung liegt vor allem in der vortrefflichen künstlerischen Darstellung seltener, z. T. von der baldigen Ausrottung bedrohter fremdländischer Tierarten; die Auswahl ist wohl auch vom Zufall, welche Arten den Künstlern zugänglich waren und bei welchen die Darstellung am besten gelungen erschien, abhängig gewesen. Die Sammlung in dieser Form ist aber ein sehr preiswertes Anschauungsbuch und als Unterrichtsmittel in Lehranstalten jeder Stufe bequem zu verwerten. Jeder Tafel ist eine kurze Charakteristik der betreffenden Art (z. T. auch der Familie) von der Art eines Konversationslexikonsartikels beigefügt; wo der Raum reichte, auch ein Ausschnitt einer Schilderung des Freilebens der Art.

**R.**

## W. J. Palladin, Pflanzenanatomie.

Nach der 5. russischen Auflage übersetzt und bearbeitet von S. Tschulok. 195 S. Oktav mit 174 Abb. im Text. Leipzig und Berlin 1914, B. G. Teubner.

Das kleine Lehrbuch enthält die Haupttatsachen über den inneren Bau der Pflanzen in klarer Form und gut gewählten Beispielen. Einteilung und Darstellung benutzen vielfach sogen. physiologische, in Wahrheit mehr ökologische Gesichtspunkte, ohne dass diese im Vordergrunde stünden. Vielmehr ist der Inhalt in der Hauptsache beschreibend. Auch die Entwickelungsgeschichte tritt zurück, ist aber nicht zu sehr vernachlässigt. Von den Tatsachen über die Beeinflussung des anatomischen Baues durch äußere Einflüsse finden wir nur die beliebtesten Beispiele in einem besonderen Abschnitte.

Der Inhalt ist geteilt in die „Anatomie der Zelle“ (ein unglücklich gewählter Ausdruck), die „Anatomie der Gewebe“ und die „Anatomie der Organe“.

Nach einer Einleitung über die Geschichte der Pflanzenanatomie und Begriff und Bedeutung der Zelle werden die Eigenschaften des Protoplasmas, Zellkern, Plastiden, Zellhaut, geformte Einschlüsse, Zellsaft, Farben der Pflanzenorgane und Vermehrung der Zellen besprochen. Der Teil über die Gewebe ist eingeteilt: Gewebe im allgemeinen, Hautsystem, mechanisches System, Leitungssystem, Harzgänge, Drüsen und luftführende Räume. Diese Disposition ist etwas ungleich. Unter Anatomie der Organe wird der Bau des Stengels bei den typischen Dikotylen und den Gymnospermen, dann bei den anormalen, ferner der des Stengels der Monokotylen, Pteridophyten und Bryophyten besprochen. Sonst ist von Kryptogamen wenig die Rede. Schließlich folgen Wurzel, Blatt und ein kurzes Kapitel über den Einfluss der äußeren Bedingungen auf den anatomischen Bau der Pflanzen.

Mängel sind nicht allzu viele zu finden. Einige mögen hier angeführt werden: S. 36 steht, dass *Spirogyra* nur ein Chlorophyllband besitzt. S. 38, dass die Chlorophyllkörper bei *Lemna trisulca* an die Innenwände gehen um der Kälte der Nacht zu entgehen. S. 53 wird behauptet, dass die Stärkekörner im Samen direkt im Zytoplasma entstehen. S. 54, dass sich um so mehr Stärke in den Blättern findet, je günstiger die Lebensbedingungen sind. S. 80 wird das Vorhandensein einer Scheitelzelle bei den Blütenpflanzen als immer noch fraglich bezeichnet. S. 89 wird von Haaren gesprochen, die sich wie Schlingpflanzen um eine Stütze winden. S. 91 und 92 werden über die Wasserzellen von *Rochea* und die Bedeutung des ätherischen Öles lange widerlegte Angaben aus Kerner's Pflanzenleben wiederholt. Solche Ausstellungen ließen sich noch mehr machen.

Trotzdem ist das Buch sicher recht brauchbar. Ob es nötig war, es aus dem Russischen zu übersetzen, ist eine andere Frage. An derartigen Bearbeitungen leidet die deutsche Literatur keinen Mangel. Was uns not tut, ist ein großes Nachschlagewerk, in dem man aus der sehr zerstreuten Literatur alle Tatsachen über die

Entwickelung, Beeinflussung, Bedeutung und Besonderheit des inneren Baues der Pflanzen zusammengetragen fände. Sicher würde ein solches nicht nur eine große Erleichterung der Arbeit, sondern auch manche Tatsachen ergeben, die nicht ins allgemeine Bewusstsein der Botaniker eingedrungen sind.

E. G. **Pringsheim**, Halle a. S.

---

## Ludwig Zehnder. Der ewige Kreislauf des Weltalls.

8. VIII u. 408 S. 214 Abb. Braunschweig 1914. Friedr. Vieweg u. Sohn.

Das Buch ist aus Vorlesungen entstanden, die augenscheinlich vor einem Kreis von Hörern verschiedenen Faches gehalten wurden und besteht aus 3, nach Inhalt und Bedeutung sehr verschiedenen Teilen. Die ersten beiden, zusammen 229 S., unter den Überschriften: „Sichere Ergebnisse“ und „Unsichere Hypothesen“ sind im wesentlichen eine leichtverständliche Darstellung der Astronomie und Astrophysik und der bisherigen Versuche, ein Weltbild und eine Kosmogonie zu konstruieren. Der 3. Teil: „Meine Nebularhypothese“ bietet dann des Verfassers eigene Hypothesen und Vorstellungen, von denen die Kapitel „Entstehung der Lebewesen“ und „Die Bewohnbarkeit der Weltkörper“ auch für die Biologen von besonderem Interesse sind.

Die zweifellos originellen Vorstellungen Z.'s über den Aufbau der lebenden Substanz, über das Wesen einer Urzeugung und der Assimilation sind von ihm schon 1899 veröffentlicht und damals durch Keibel im 19. Bd. dieser Zeitschrift besprochen worden. Ihr Wert als anregende Arbeitshypothesen für den Biologen wird unzweifelhaft dadurch bestimmt, welche Wahrscheinlichkeit des Vfs. Vorstellungen vom Wesen und Bau der Materie überhaupt im Rahmen des gegenwärtigen Standes der theoretischen Physik haben. Und da kann sein Buch nicht als zuverlässiger Führer des Biologen in dieses Gebiet empfohlen werden. Gerade die beiden letzten Jahre haben durch neue Entdeckungen sichere Ergebnisse über die Anordnung der Moleküle in Kristallen, über den Bau der einfachsten Atome u. a. gebracht, die man im Buche vergeblich suchen wird (weil sie neueren Datums sind) und welche manche Hypothesen des Verfassers zu überholten Spekulationen stempeln; dank den neuen Kenntnissen ist man mit Erfolg bestrebt, die charakteristischen Eigenschaften der chemisch einfachsten Körper mit den bekannten Gesetzen der Elektrodynamik und Mechanik in Verbindung zu bringen und der quantitativen Nachprüfung zugänglich zu machen. Im Gegensatz zu diesen — allerdings modernsten — Bestrebungen begnügt sich das Zehnder'sche Buch, den Atomen Eigenschaften (z. B. Elastizität) zuzuschreiben, ohne auf deren Zustandekommen einzugehen oder irgendwelche quantitativen Prüfungen anzuknüpfen. Eine Naturerkenntnis, welche zu einem klaren und einheitlichen Weltbild führen soll, muss vor allem auf die Grundlagen die Hauptsorgfalt legen und die Grundkräfte und -gesetze klar formulieren können.

Die Ausführungen über Wachstum, Zellteilung und Vermehrung der lebenden Substanz haben zwar auf den ersten Blick etwas Bestechendes für den Biologen; bei genauerer Betrachtung aber sieht man, dass das an Zellen tatsächlich Beobachtete (Zweiteilung, Knospung) nur auf etwas andere Weise von den vom Verfasser angenommenen „Fistellen", die, eine Art lebender Kristalle, die Elementarteilchen der lebenden Substanz sein sollen, ausgesagt wird. Ein Beweis für die Existenz solcher Fistellen jedoch, eine neue Erklärung des Aufbaues lebender Zellen wird nicht gegeben.

E. & R.

## P. Mayer (Jena). Einführung in die Mikroskopie.

205 S., 28 Textfiguren. Berlin 1914, J. Springer, 8°.

Das kleine Buch soll ein Hilfsmittel für den Selbstunterricht sein, für solche Personen, die ohne jede mündliche Anleitung sich einen Einblick in die Welt des Kleinen verschaffen wollen, etwa auch Schüler höherer Lehranstalten, oder die die einst erworbenen Kenntnisse wieder auffrischen und nutzbar machen wollen, wie Ärzte und Apotheker in kleinen Orten.

Dementsprechend werden fast keine Vorkenntnisse vorausgesetzt und alle Arbeiten ausführlich und bis auf den kleinsten Handgriff beschrieben, daneben aber auch immer klare Erläuterungen der Theorie, z. B. der mikroskopischen Abbildung, des Aufhellens, Fixierens, Färbens u. ä. gegeben. Vielleicht ist für den allerersten Anfang das Buch doch etwas zu eingehend und daher abschreckend; das wird aber wettgemacht durch die vortreffliche Anleitung, sich an den allereinfachsten und ohne jede Mühe zu beschaffenden Objekten einzuüben und die Grundsätze für jedes Verfahren sich einzuprägen. Sehr ausführlich sind die Hilfsmittel der Untersuchung behandelt, und zwar werden preiswerte, aber gute Instrumente, wie das Winkel'sche Kursmikroskop und das Jung'sche Studentenmikrotom empfohlen und der Anleitung zugrunde gelegt. Für die zahlreichen kleineren Hilfsmittel dagegen werden immer die billigsten, selbst anzufertigenden Modelle in erster Linie empfohlen und ihre Anfertigung ebenso genau wie ihre Handhabung beschrieben.

Das Buch enthält so viel von den reichen Erfahrungen des Verfassers, dass es nicht nur dem führerlosen Anfänger, für den es geschrieben ist, auf das wärmste empfohlen werden kann, sondern dass auch fast jeder geübte Fachmann, der doch meist nur die Methoden seines Spezialgebietes ganz beherrscht, manches in ihm finden wird, das ihm die Arbeit erleichtert, besonders wenn er einmal mit ihm weniger gewohnten Objekten zu tun bekommt. Es wird also, neben den ausführlicheren Handbüchern der Mikroskopie und den fachwissenschaftlichen technischen Hilfsbüchern in jedem biologischen Laboratorium ein willkommener Berater sein.

W. R.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch
Prof. Dr. Werner Rosenthal
Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von
Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Erlangen, Auf dem Berg 14, einsenden zu wollen.

Bd. XXXV. 20. Oktober 1915. № 10.

Inhalt: **Lakon**, Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. — **Reisinger**, Die zentrale Lokalisation des Gleichgewichtssinnes der Fische. — **Röder**, Über den Zusammenhang der Energien in der belebten Natur.

## Über den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen.

Von Georg Lakon.

### I. Einleitung: Allgemeines über den Einfluss der Außenwelt auf die Entwicklung der Pflanze.

Die bestimmte Entwicklung, welche eine Pflanzenart in der Natur durchzumachen pflegt, tritt uns ähnlich wie ihre morphologischen Charaktere als ein spezifischer Charakter der Art entgegen. Anderseits wissen wir aber, dass sowohl die morphologischen wie auch die Entwicklungscharaktere der Arten durch die Außenwelt beeinflusst werden. Fassen wir zunächst nur die morphologischen Charaktere der Arten ins Auge, so können wir gewiss behaupten, dass sie den Ausdruck der erblich fixierten Artstruktur darstellen. Zugleich erhebt sich aber die Frage, ob die Artstruktur nur diese bestimmte Form zulässt. Die erwähnte, allgemeine Erfahrung von der Beeinflussung der Form durch die Außenwelt führt uns zu der Erkenntnis, dass dies nicht der Fall ist. Die spezifische Struktur der Pflanze lässt vielmehr die Ausbildung mannigfacher Formen zu; die in der Natur herrschenden äußeren Bedingungen lassen nur eine dieser Formen zur Ausbildung gelangen, und diese

ist es, die wir als die „normale“ bezeichnen. Die Grenzen, innerhalb welcher all diese unter den mannigfachsten Veränderungen der Außenbedingungen entstehenden Formen sich bewegen, sind von der spezifischen Struktur der Art vorgeschrieben. Diese Grenzen kennen wir für die einzelnen Arten nicht, da es unmöglich ist, die Anzahl der herzustellenden Kombinationen von äußeren Bedingungen zu erschöpfen. In gleicher Weise wie die morphologische Ausgestaltung ist auch die Entwicklung der Pflanze einerseits von der spezifischen Struktur, anderseits von der Außenwelt abhängig. Von den zahllosen Entwicklungsmöglichkeiten, welche die spezifische Struktur zulässt, kommen jeweils diejenigen zur Entfaltung, welche den herrschenden äußeren Bedingungen entsprechen.

Was wir als die „normale“ Entwicklung einer Pflanzenart bezeichnen, ist nichts anderes als diejenige Entwicklungsform, welche für die betreffende Art eben bei dieser bestimmten Kombination der Außenbedingungen möglich ist. Die Erkenntnis von der Bedeutung der Außenwelt für die Entwicklung der Pflanze hat sich erst mit der Förderung der experimentellen Morphologie Bahn gebrochen und ist mit den Namen von Goebel und Klebs unzertrennlich verknüpft. Klebs richtete sein Augenmerk von vornherein hauptsächlich auf die Unterschiede zwischen vegetativem Wachstum und der Bildung von Fortpflanzungsorganen. Er widmete sich zunächst ausschließlich dem Studium der Bedingungen der Fortpflanzung bei niederen Pflanzen, nämlich bei Algen und Pilzen und konnte zeigen, dass die mannigfachen Phasen in der Entwicklung dieser Organismen von bestimmten Kombinationen der äußeren Bedingungen beherrscht werden[1]).

Die Zeit, deren ein niederer pflanzlicher Organismus bedarf, um seinen vollen Entwicklungszyklus von der Keimung bis zur Bildung von Fortpflanzungsorganen und bis zu seinem schließlichen Tod zu durchlaufen, ist bekanntlich vielfach eine äußerst kurze. Wenn wir einerseits die optimalen Bedingungen des vegetativen Wachstums, anderseits die die Bildung von Fortpflanzungsorganen beherrschenden Faktoren kennen und praktisch verwirklichen können, so sind wir in der Lage, willkürlich sowohl das vegetative Wachstum unbegrenzt zu gestalten, wie auch die Bildung von Fortpflanzungsorganen zu jeder Zeit eintreten zu lassen. Indem ich auf die bekannten Arbeiten von Klebs[2]) verweise, beschränke ich mich hier darauf, von den nunmehr zahlreichen bekannten Fällen einige typische Beispiele herauszugreifen. Zunächst haben wir bei den Algen zahlreiche Beispiele der Veränderlichkeit der Dauer des rein

1) Vgl. die von der Hand Klebs' herrührende zusammenfassende Darstellung der Bedingungen der Fortpflanzung bei den Pflanzen in: Handwörterb. d. Naturw. IV. S. 276—296.

2) Eine Zusammenfassung mit näheren Literaturangaben bei Klebs, 1900 a.

vegetativen Wachstums. Die Fälle von ununterbrochenem vegetativem Wachstum bei geeigneter Kultur der Algen *Chlamydomonas*, *Vaucheria* u. s. w. (Klebs, 1896, 1900a) sind allgemein bekannt und bedürfen keiner näheren Erörterung. Weiter ist an das unbegrenzte vegetative Wachstum der Kulturhefe zu erinnern; der Eintritt in das Fortpflanzungsstadium, die Bildung von Sporen kann nur bei Herstellung von besonderen Bedingungen veranlasst werden. Auch bei Schleimpilzen sind vielfach die Bedingungen des vegetativen Wachstums und der Fortpflanzung erkannt worden; Klebs (1900a, S. 75) erwähnt *Didymium*-Arten, welche bei geeigneter Behandlung ununterbrochen im vegetativen Stadium verbleiben. Ähnliche Verhältnisse sind vielfach auch bei echten Pilzen festgestellt worden. So hielt Klebs (1899) *Saprolegnia mixta* jahrelang in Kultur rein vegetativ, indem er für das stete Vorhandensein frischer, guter Nahrung sorgte. Durch bestimmte Veränderungen des Kulturmediums gelang es ihm zu jeder Zeit alle möglichen Entwicklungsformen des Pilzes, wie Sporangien (Zoosporen), Oogonien, Antheridien, Gemmen, entweder einzeln und in verschiedener Reihenfolge, oder gewisse Formen gleichzeitig zu erzielen. Der Pilz reagiert auf jede bestimmte Kulturweise „mit einer Leichtigkeit und Bestimmtheit, dass die Resultate der Versuche fast mit der Sicherheit einer chemischen Reaktion eintreten" (Klebs, 1899, S. 141). Die Pflanze zeigt in keiner Weise eine in innerer Veranlagung wurzelnde Tendenz zu einem vorgeschriebenen Entwicklungsgang. Von höheren Pilzen sei *Coprinus plicatilis* erwähnt, den ich (Lakon, 1907) bei stark herabgedrückter Transpiration (feucht und dunkel) während der ganzen Versuchsdauer ($1^1/_2$ Jahre) in ununterbrochenem vegetativem Wachstum hielt; die Fruchtkörperbildung konnte aber zu jeder Zeit durch Erhöhung der Transpiration (durch Belichtung oder Luftbewegung) erzielt werden. Ähnliche Erfahrungen mit Moosen und Farnen liegen ebenfalls vor, können aber hier übergangen werden[3]).

Während bei den niederen Pflanzen, wie Algen und Pilzen, der vollständige Entwicklungszyklus in sehr kurzer Zeit, meist in wenigen Wochen oder Tagen durchlaufen werden kann, haben wir bei den höheren, den phanerogamen Pflanzen, eine längere Entwicklungsdauer, welche sich meist über mehrere Jahre erstreckt. Von den Phanerogamen sind in bezug auf die Entwicklungsdauer diejenigen Arten mit den niederen Kryptogamen vergleichbar, welche ihre volle Entwicklung in verhältnismäßig kurzer Zeit, innerhalb einer einzigen Vegetationsperiode durchlaufen, und die man als einjährige Pflanzen zu bezeichnen pflegt. Diese Pflanzen weisen nach

3) Siehe Klebs, 1914a, S. 288. Vgl. ferner die beachtenswerten Angaben von Goebel (1915, S. 556—557) über die Periodizität in der Entwicklung der Lebermoose.

der Keimung nur zwei Hauptperioden auf, nämlich die des vegetativen Wachstums und die der Fortpflanzung, womit das Leben des Individuums seinen Abschluss findet. Die Entwicklung dieser Arten nimmt aber nicht ein ganzes Jahr in Anspruch, sondern nur die Zeit vom Frühjahr bis zum Herbst und zwar entweder ganz oder nur teilweise. In letzterem Falle kann die Entwicklungsdauer nur wenige Wochen betragen, so dass es möglich ist, dass innerhalb einer einzigen Vegetationsperiode mehrere Generationen zur Entwicklung kommen. Viele unserer Unkräuter gehören zu der letztgenannten Kategorie, so z. B. die allbekannte Vogelmiere, *Stellaria media*[4]). Im Gegensatz zu diesen kurzlebigen Arten stehen diejenigen, welche zwar ebenso wie diese nur eine einzige Fortpflanzungsperiode aufweisen, um damit ihr Leben zu beschließen, welche aber für ihre vegetative Entwicklung einen größeren Zeitraum beanspruchen als den einer Vegetationsperiode vom Frühjahr bis zum Herbst. Zu dieser Kategorie gehören die sogen. zweijährigen Pflanzen. Der Abschluss des Lebens des Individuums ist bei diesen sogen. hapaxanthischen Arten — wie schon hervorgehoben — durch das Blühen und Fruchten gekennzeichnet. Durch Herstellung von für jede einzelne Art geeigneten äußeren Bedingungen können wir vielfach die Lebensdauer dieser Pflanzen verlängern (bezw. verkürzen), indem wir das vegetative Wachstum fördern (bezw. hemmen) und den Eintritt des Blühens verhindern (bezw. beschleunigen). In der schon zitierten Arbeit von Hildebrand (1881) werden zahlreiche Beispiele dieser Veränderlichkeit angeführt. Abgesehen von den zahlreichen Kulturarten, welche durch die längere Kultur in ein- und zweijährige Varietäten gespalten wurden, haben wir in vielen Fällen eine direkte Umwandlung der Lebensdauer des Individuums. Das bekannteste Beispiel einer solchen Verlängerung der Lebensdauer haben wir in der Resede (*Reseda odorata*), welche in der Natur als einjährige Pflanze auftritt, aber durch Verhinderung der tödlichen Erschöpfung durch massenhafte Samenerzeugung sogar zu einer mehrjährigen, holzigen Pflanze erzogen werden kann. In gleicher Weise ist eine Verkürzung der Lebensdauer langlebiger Arten möglich, wie das bekannte Beispiel von *Ricinus communis* lehrt, welche Pflanze in ihrer Heimat in den Tropen ein mehrjähriger Baum, bei uns dagegen eine einjährige Pflanze ist. Die Verkürzung der Lebensdauer ist hier eine direkte Folge der Einwirkung der Außenwelt: die Pflanze kann nur bei einem milden Winter ausdauern; ich konnte sie in Griechenland als einen ca. 2 m hohen Gartenbaum antreffen. Anderseits können wir durch Verlängerung der Vegetationsperiode im ersten Jahre eine zweijährige Pflanze in eine einjährige umwandeln, worüber in

4) Weitere Beispiele bei Hildebrand, 1881, S. 57.

der Arbeit von Hildebrand (1881) nähere Angaben enthalten sind. Für uns sind indessen vor allen Dingen diejenigen Fälle der Beeinflussung der Lebensdauer von Bedeutung, welche auf einer Veränderung der Dauer des vegetativen Wachstums beruhen. Selbst in der Natur kommt eine derartige, wenn auch nur beschränkte Veränderung vor und zwar infolge einer extremen Verschiebung in dem Verhältnis zwischen den einerseits das Blühen, anderseits das vegetative Wachstum fördernden Faktoren innerhalb einer Vegetationsperiode.

Der Nachweis des Einflusses der äußeren Bedingungen auf die einzelnen Entwicklungsphasen bleibt indessen auch hier, wie bei den niederen Pflanzen, dem Experiment bei künstlicher Herstellung bestimmter Kombinationen von äußeren Bedingungen vorbehalten. Wenn auch unsere bisherigen diesbezüglichen experimentellen Erfahrungen mit Phanerogamen nicht so groß sind wie mit den Kryptogamen, und anderseits bei denselben die Verhältnisse komplizierter sich gestalten als bei den letzteren, so können wir doch auch hierin die prinzipielle Gültigkeit der bei den Kryptogamen gewonnenen allgemeinen Gesetze erblicken. Auch eine höhere Pflanze verharrt bei optimalen Wachstumsbedingungen im vegetativen Stadium, so dass die Blütenbildung verdrängt und die Lebensdauer verlängert wird. Allein das Ausdauern des Individuums hängt ab nicht nur von der Fähigkeit seiner Vegetationspunkte, unbegrenzt zu wachsen, sondern auch von der Fähigkeit der spezifischen Struktur, den nunmehr zum Ausdauern bestimmten Organen die entsprechende Ausgestaltung zu verleihen. Wo diese letztere Bedingung nicht erfüllt ist, muss der Verfall des Individuums über kurz oder lang eintreten. So berichtet Klebs (1912, S. 278—279), dass ein Individuum der sonst nur einjährigen Tabakpflanze (*Nicotiana tabaccum*), welches im Jahre 1909 aus einem Samen gewonnen wurde, noch im Jahre 1912 ununterbrochen wuchs: doch es sei nicht zu erwarten, dass die Pflanze noch mehrere Jahre am Leben erhalten bleiben wird, „weil sie ihrer spezifischen Struktur nach nur ein geringes Dickenwachstum des Stammes besitzt und weil die im Innern absterbenden Zellen leicht zum Anlass der Fäulnis und des Absterbens werden können". Bei Versuchen dieser Art kommt aber stets die Fähigkeit zum unbegrenzten vegetativen Wachstum unzweifelhaft zum Ausdruck und nur darauf kommt es eigentlich an. Den Beweis für die Fähigkeit zum unbegrenzten Wachstum hat zuerst Klebs (1900 b) bei *Moehringia trinervia* erbracht. Der Vegetationspunkt dieser typisch einjährigen Pflanze hat das Vermögen, unbegrenzt vegetativ zu wachsen, denn man kann durch die Kultur von Stecklingen bei optimalen Wachstumsbedingungen die Vegetationspunkte immer wieder in fortdauerndem vegetativem Wachstum erhalten. Eine solche Pflanze gleicht einem

Pilz, der durch erneuertes Überimpfen auf frischen Kulturboden bei Herstellung geeigneter Wachstumsbedingungen in beständigem Wachstum gehalten wird. Im übrigen sei auf das bekannte Buch von Klebs (1903) verwiesen, wo weitere Beispiele angeführt werden und die Frage der künstlichen Entwicklungsänderung auf breiter Basis behandelt wird. Uns kommt es hier nur darauf an, zu zeigen, dass die in der Natur zu beobachtende für jede Art bestimmte Dauer des vegetativen Wachstums keinesfalls den direkten Ausfluss einer in der Pflanzenzelle erblich wurzelnden, von der Außenwelt unabhängigen oder unabänderlichen Eigenschaft darstellt.

Bei den langlebigen Pflanzen erstreckt sich die Lebensdauer des Individuums über mehrere Vegetationsperioden. Nachdem wir soeben gesehen haben, wie groß der Einfluss der Außenwelt auf die Entwicklung der kurzlebigen Gewächse ist, erscheint es undenkbar, dass die Entwicklung der Mehrjährigen, welche den großen, jährlich wiederkehrenden Schwankungen der äußeren Bedingungen unterworfen sind, unabhängig von der Außenwelt sich vollziehen sollte. In den Erdteilen mit ausgesprochen wechselndem Klima sind zu den verschiedenen Jahreszeiten die Lebensbedingungen verschieden gestaltet und es kehren jährlich Perioden wieder, welche den Pflanzen das Wachsen völlig unmöglich machen. Die Winterruhe der Pflanzen der temperierten Zone erscheint uns daher als Folge der widrigen Wachstumsbedingungen verständlich. Dass bei ungünstigen Wachstumsbedingungen ein Stillstand des Wachstums, eine Ruhe eintreten muss, ist ohne weiteres klar[5]). Von diesem Standpunkt aus wurde auch tatsächlich früher die jährliche Periodizität betrachtet, welche mit dem im Klima vorhandenen jährlichen Wechsel zusammenfällt. In Übereinstimmung damit steht das üppige Wachstum der Pflanzen zu allen Jahreszeiten in mehr oder weniger gleichmäßigem Tropenklima.

Dieser Glauben an den Zusammenhang zwischen der Periodizität des Wachstums und der Periodizität der äußeren Lebensbedingungen wurde jedoch später in Frage gestellt. Denn es wurde berichtet, dass es auch in den Tropen bei gleichmäßigem Klima Pflanzenarten gibt, welche eine ausgesprochene Periodizität aufweisen. Die nähere Feststellung der periodischen Erscheinungen in den Tropen verdanken wir Schimper (1898). Dieser Forscher stellte fest, dass auch in den Tropen „die Lebensvorgänge in der Pflanze eine rhythmische Abwechslung von Perioden der Ruhe und Bewegung aufweisen“ (l. c. S. 260). Da er einen Zusammenhang zwischen dieser

5) Unter Wachstum verstehen wir hier die eigentliche, mit einer sichtbaren Vergrößerung verknüpfte Streckung der Organe. Die eigentliche Ruhe wird dagegen durch den völligen Stillstand der Entwicklung, also auch des unsichtbaren Wachstums, gekennzeichnet; einige Prozesse im Innern der Zellen, in erster Linie die Atmung, finden aber stets, selbst während des tiefsten Ruhezustandes statt.

Periodizität der Pflanzen und der des Tropenklimas nicht feststellen konnte, so gelangte er zu dem allgemeinen Schluss, dass die Periodizität eine von den äußeren Bedingungen unabhängige, auf innere Ursachen allein zurückzuführende Erscheinung sei. Diese Annahme formuliert er in dem Satze (l. c. S. 262): „Aufgegeben wird solche Rhythmik jedoch niemals, denn sie ist im Wesen des Organismus und nicht in den äußeren Bedingungen begründet. Ihr Zusammenhang mit der letzteren ist eine sekundäre Erscheinung, eine Anpassung."

Das Grundproblem der jährlichen Periodizität, welches uns in der vorliegenden Arbeit in erster Linie zu beschäftigen hat, besteht eben in der Frage, ob diese Annahme Schimper's Gültigkeit hat oder nicht. Wir können die Frage folgendermaßen formulieren: Ist die jährliche Periodizität der Ausdruck eines in der spezifischen Struktur der Pflanze begründeten, in der Abwechslung von Tätigkeit und Ruhe bestehenden, unumgänglichen Bedürfnisses — oder ist sie das Resultat der Einwirkung einer bestimmt gearteten Außenwelt auf die Pflanze, welche die Fähigkeit besitzt, sowohl dauernd zu wachsen, wie auch zeitweilig zu ruhen? Es ist indessen sowohl für die Fragestellung, wie auch für die Untersuchung selbst erforderlich, die Grundbegriffe näher zu präzisieren, eine Aufgabe, die folgendes Kapitel zum Gegenstande hat.

## II. Bemerkungen über Abgrenzung und Definition der Begriffe.

In der Abgrenzung und Definition der für die Fragen der Periodizität wichtigen Begriffe folge ich Klebs[6]). In dem Verhältnis der Pflanze zur Außenwelt unterscheiden wir somit: 1. Die spezifische Struktur. 2. Die inneren Bedingungen. 3. Die äußeren Bedingungen.

Der Begriff der spezifischen Struktur ist „nur ein spezieller Fall des allgemeinen der ‚Substanz', durch den unser Denken das Beharrliche im Fluss der Erscheinungen ausdrückt" (Klebs, 1903, S. 5). Das Protoplasma der Spezies ist als ein Substrat von komplizierter chemischer und physikalischer Zusammensetzung zu denken, an das bestimmte spezifische Fähigkeiten (oder Potenzen) gebunden sind. Als spezifische Struktur wird demnach das für jede Spezies eigentümliche, mit bestimmten Fähigkeiten ausgerüstete Substrat verstanden. Die spezifische Struktur kommt gerade durch die Entwicklung der spezifischen Fähigkeiten zum Ausdruck, während die Struktur des Substrates (Substanz) selbst uns verborgen bleibt. Die spezifische Struktur wird durch Unveränderlichkeit gekennzeichnet, welche in der Weise zum Ausdruck kommt, dass

6) Vgl. Klebs, 1903, S. 5—7 und 1913, S. 40, 8—11.

unter bestimmten äußeren Bedingungen auch bestimmte Fähigkeiten zur Entfaltung kommen[7]).

Die Fähigkeiten oder Potenzen, welche die spezifische Struktur zulässt, kommen erst durch den Einfluss der äußeren Bedingungen zur Entwicklung. Die Art der Reaktion der spezifischen Struktur auf die Einwirkung der Außenwelt hängt aber von den inneren Zuständen des Organismus ab, welche infolge des Einflusses der bis dahin wirksamen äußeren Bedingungen hergestellt worden waren. Diese inneren Zustände sind die inneren Bedingungen. „Das wesentliche Kennzeichen der inneren Bedingungen ist ihre von der Außenwelt abhängige Veränderlichkeit innerhalb des durch die spezifische Struktur gegebenen Rahmens" (Klebs, 1913, S. 8). Der Begriff der inneren Bedingungen ist für das Verständnis der Lebenserscheinungen von größter Bedeutung. Durch die Anerkennung desselben wird uns z. B. verständlich, warum ein und derselbe Organismus nicht immer in derselben Form auf die Einwirkung ein und desselben äußeren Faktors reagiert. Die Einwirkung der äußeren Bedingungen auf die spezifische Struktur ist also eine mittelbare, indem jene zunächst auf die jeweiligen inneren Bedingungen einzuwirken haben; letztere üben dann ihren Einfluss auf die spezifische Struktur aus. Jedem Organismus ist neben der spezifischen Struktur stets eine bestimmte Kombination der inneren Bedingungen mitgegeben und zwar „zunächst durch seine Entstehung von einer vorhergegangenen Generation" (Klebs, 1903, S. 7).

Gerade dieser letztere Umstand, dass nämlich die inneren Bedingungen von der Mutter- auf die Tochterpflanze übertragen werden, macht die scharfe Trennung derselben von der spezifischen Struktur sehr wichtig. Denn wir haben bei den inneren Bedingungen mit Nachwirkungen zu tun, welche leicht mit unveränderlichen erblichen Eigenschaften der spezifischen Struktur verwechselt werden können. Es ist allerdings zuzugeben, dass bei unseren heutigen Kenntnissen die scharfe Trennung in manchen Fällen nicht ohne weiteres durchführbar ist; es erwächst der Forschung die Aufgabe, für jeden Fall die notwendigen Unterlagen zu liefern.

Für die Beurteilung der periodischen Erscheinungen ist die Klebs'sche Begriffstrennung geradezu unentbehrlich, was schon daraus hervorgeht, dass vielfach diametral sich widersprechende Anschauungen über das Wesen der Periodizität lediglich auf Verwechslungen der Begriffe zurückzuführen sind. Auch die sonst unbestimmten Begriffe der „Nachwirkungen", „Nachschwingungen", „innere Disposition", „innere Hemmungen" oder „Stimmungen", die

7) Diese Unveränderlichkeit ist, wie Klebs (1913, S. 8) hervorhebt, keine absolute; die Entstehung neuer Arten durch Mutation ist gerade mit Veränderungen der spezifischen Struktur verknüpft.

man vielfach zur Erklärung der verschiedenen Reaktion ein und desselben Organismus auf die gleichen äußeren Bedingungen heranzieht, werden durch die Annahme der inneren Bedingungen erklärt und präzisiert.

Wir haben bisher stillschweigend den Begriff „äußere Bedingungen" oder „Außenwelt" als etwas selbstverständliches angenommen. Allein derselbe ist — wie Klebs (1913, S. 10—11) hervorhebt — nur ein relativer Begriff, dessen Abgrenzung von der Abgrenzung des Systems abhängt, welches als die zu betrachtende Einheit angenommen wird. Ein Teil dessen, was für ein begrenztes System Außenwelt ist, kann für das erweiterte System zur Innenwelt gehören. Wir müssen daher für jeden Fall zuerst die Einheit definieren, um dann die Trennung der Innenwelt von der Außenwelt vornehmen zu können. Wenn wir die Erscheinungen des Wachstums und der Ruhe der Pflanzen betrachten, so richten wir unser Augenmerk vornehmlich auf diejenigen Teile, welche am Wachstum am meisten und unmittelbar beteiligt sind, nämlich auf die Vegetationspunkte. Jeder Vegetationspunkt kann somit als einheitliches System angesehen werden; die anderen Vegetationspunkte und die übrigen Baumteile gehören dann zur Außenwelt. Denn, wenn z. B. der Nahrungsstrom zu einem bestimmten Vegetationspunkt infolge der Konkurrenz durch ein oder mehrere andere Vegetationspunkte bezw. andere Körperteile derselben Pflanze herabgedrückt wird, so kann dies als eine Wirkung der Außenwelt angesehen werden, ähnlich als wenn die Herabsetzung des Nahrungsstromes infolge der Konkurrenz durch andere Pflanzen hervorgerufen worden wäre. Diese Wechselwirkungen der einzelnen Teile einer Pflanze zueinander werden allgemein als „Korrelationen" bezeichnet und spielen bei periodischen Vorgängen eine wichtige Rolle. Wenn wir die ganze Pflanze als Einheit betrachten, so gehören die Korrelationen zu den inneren Bedingungen der Pflanze; sie sind aber allenfals nur das Resultat der Einwirkung der Außenwelt auf die einzelnen Pflanzenorgane.

Erst nach dieser Definition der Begriffe gewinnt die oben formulierte Frage der jährlichen Periodizität die nötige Klarheit. Diejenigen Forscher, welche die Periodizität als ein unumgängliches, d. h. notwendiges Bedürfnis ansehen, machen keine genaue Trennung der Begriffe, sie kennen die inneren Bedingungen der Klebs'schen Nomenklatur nicht; sie sprechen im allgemeinen von „inneren Gründen" oder „inneren Ursachen". Diese „inneren Gründe" sollen aber von der Pflanze selbst ausgehen und etwas Unveränderliches darstellen; sie sollen also der spezifischen Struktur entsprechen, während sie in Wirklichkeit mit inneren Bedingungen vermengt sind. Die Natur der „inneren Gründe" ist unbestimmt. Die Annahme von „inneren Gründen" bedeutet daher nicht einmal den

Versuch zu einer Erklärung; sie stellt vielmehr einen Verzicht auf die weitere Forschung dar. Sie ist schlechthin das verhüllte Bekenntnis der Unwissenheit.

Im folgenden werden wir von den Einzelerscheinungen ausgehend das Gesamtproblem der jährlichen Periodizität behandeln, um uns zunächst ein Urteil in der in dem erwähnten Sinne gestellten Frage zu bilden; zugleich werden wir aber auch den Versuch machen, den Zusammenhang zwischen dem periodischen Verhalten der Pflanze und der Außenwelt dem Verständnis näher zu bringen.

### III. Das Verhalten der Pflanzen der temperierten Zone.

Die Zeit der Winterruhe verbringen die mehrjährigen Pflanzen der temperierten Zone in einem Zustande, welcher ihnen eine völlige Sicherstellung gegen die Unbillen des Winters gewährleistet. Bei den krautartigen Gewächsen übernehmen die Aufgabe der Überwinterung unterirdische Organe (wie Rhizome, Zwiebeln, Knollen); bei den Holzgewächsen, Bäumen und Sträuchern dagegen überwintern außer den unterirdischen Teilen auch der verholzte Stamm mit seinem Zweigsystem und den Knospen, während das Laub in den meisten Fällen abgeworfen wird. Die Vegetationsperiode kennzeichnet sich im allgemeinen durch Erscheinungen des Wachstums, welche mit dem Laubausbruch im Frühjahr ihren sichtlichen Anfang nehmen und im Herbst mit dem Laubfall den endgültigen Abschluss finden.

Bei der Untersuchung der Ruheperiode der Pflanzen kommen wir zu der Erkenntnis, dass die Faktoren, welche zur Ruhe führen, nicht dann plötzlich einzuwirken anfangen, als die Erscheinungen der Ruhe schon eintreten, sondern dass sie lange vorher allmählich wirksam gewesen sind. Es ist daher klar, dass es schwieriger ist, schon ruhende Pflanzen zum Wachstum zu veranlassen als wachsende in beständigem Wachstum zu halten, da in letzterem Falle eine Überwindung von eingetretenen inneren Hemmungen nicht nötig ist. Für die Erhaltung einer höheren Pflanze in beständigem Wachstum ist aber die Herstellung konstanter optimaler Wachstumsbedingungen notwendig, was besonders in Anbetracht des wechselnden und nicht regulierbaren Lichtfaktors im höchsten Grade schwer zu erreichen ist. Bei der Autotrophie der höheren Pflanzen ist aber eine gleichmäßige Kohlensäureassimilation und demnach eine entsprechend konstante Belichtung unumgänglich[8]).

Wenn es auch aus den angeführten Gründen gegenwärtig nicht gelingt, bei höheren grünen Pflanzen ein gleichmäßig beständiges

8) Inwieweit phanerogame Parasiten zur Beantwortung der einschlägigen Fragen herangezogen werden können, bleibt einstweilen dahingestellt. Eine allgemein gültige Entscheidung kann indessen nur das Studium der grünen Pflanzen liefern.

Wachstum, etwa wie bei den Pilzen, zu erzielen, so haben wir doch die Möglichkeit, ein beständiges, wenngleich in seiner Intensität wechselndes, von keiner absoluten Ruhe unterbrochenes Wachstum zustande zu bringen. Klebs ist es nun tatsächlich bei verschiedenen Pflanzen gelungen, beständiges Wachstum zu erhalten und die Ruheperiode vollständig auszuschalten. Er kultivierte (Klebs, 1903, S. 35—38, 129ff.) *Glechoma hederacea*, *Fragaria lucida*, *Rumex acetosa*, *Heuchera sanguinea* u. a. unter günstigen Temperatur-, Licht- und Bodenverhältnissen bei geeignetem Schnitt und erhielt dadurch jahrelang ausschließlich vegetativ wachsende, keinerlei Ruhebedürfnisse zeigende Pflanzen. Eine andere Pflanze, *Parietaria officinalis*, zeigte sogar ununterbrochenes, jahrelanges Wachsen und Blühen, ohne jegliche Ruheperiode. Bei späteren Versuchen hat Klebs (1911, S. 7 und Tab. VI—IX) eine größere Anzahl meist perennierender Gewächse aus den botanischen Gärten zu Halle und Heidelberg untersucht. Die meisten der untersuchten Pflanzen, etwa 75%, konnten schon im Herbst bis Ende Dezember durch das bloße Aufstellen in das geheizte Gewächshaus meist schon innerhalb weniger Tage zum Wachstum veranlasst werden. Die übrigen Pflanzen trieben erst später aus und schienen somit eine festere Ruheperiode zu besitzen. Nach unseren heutigen Kenntnissen müssen wir annehmen, dass diese Pflanzen weit höhere Ansprüche an die Lebensbedingungen stellen als die anderen und dass bei diesen eine genauere Regulierung nicht nur der Temperatur, sondern auch der anderen Faktoren notwendig ist. Da die optimale Kombination der Wachstumsbedingungen dieser Arten eine sehr verschiedene und die durch die Einwirkung der widrigen äußeren Faktoren eingetretene Hemmung eine sehr tiefgreifende sein kann, so können die Mittel und Wege zur Beseitigung der Ruheperiode — wie Klebs mit Recht hervorhebt — nur nach genauem Studium jeder einzelnen Art gefunden werden.

Klebs (1911, S. 9ff.) versuchte diese Frage dadurch zu lösen, indem er einige seiner Heidelberger Pflanzen nach Java brachte. Die größere Anzahl dieser Pflanzen (27 von 40) wurden durch das gleichmäßige tropische Klima von Buitenzorg, noch besser durch das von Tjibodas zu einem sofortigen Austreiben und fortdauerndem Wachstum angeregt, selbst zu einer Zeit, in der sie in Europa eine Ruheperiode durchzumachen pflegen. Besonders bemerkenswert und für unsere spezielle Frage bedeutungsvoll ist die Tatsache, dass unter diesen, durch das tropische Klima zum Wachstum angeregten Pflanzen, Arten waren, welche durch die Gewächshauskultur in Halle bezw. in Heidelberg keinesfalls aus ihrer Ruhe erweckt werden konnten. Für andere Arten stellte indessen auch das javanische Klima nicht die für das Austreiben notwendige Kombination der äußeren Bedingungen dar. Andererseits zeigte es sich, dass die Pflanzen unserer Klimate auf

Java keinesfalls die ihrer spezifischen Struktur entsprechende optimale Kombination der äußeren Bedingungen fanden. Aus diesem Grunde hat Klebs (1911, S. 14ff.) entsprechende Versuche mit Pflanzen angestellt, welche aus dem periodischen, warmen Klima Japans stammen. Zu den Versuchen wurden sogar typische Überwinterungsorgane, wie Rhizome, Knollen und Zwiebeln verwendet, also Organe, welche in ihrer Heimat während des Winters in Ruhe verharren. Es konnte festgestellt werden, dass die meisten dieser Pflanzen durch den Einfluss des warmen tropischen Klimas mitten im Winter aus ihrer Ruhe geweckt und zu üppigem Wachstum gebracht wurden; sie zeigten ferner, dass ihnen das tropische Klima viel mehr zusagte als den europäischen Pflanzen. Aber auch unter den japanischen Pflanzen waren einige, welche durch das tropische Klima nicht zum Wachstum angeregt wurden. Es ist indessen höchstwahrscheinlich, dass diese Arten auch hier keine optimalen Wachstumsbedingungen fanden. Im übrigen dürfen wir aber nicht vergessen, dass besonders bei typischen Überwinterungsorganen durch die Einwirkung der widrigen Wachstumsbedingungen, welche gerade zu ihrer Bildung geführt haben, Hemmungen, d. h. bestimmte Konstellationen von inneren Bedingungen herbeigeführt sein können, welche nicht ohne weiteres zu beseitigen sind. Es handelt sich also hier nicht nur um Herstellung optimaler Wachstumsbedingungen, sondern um Einwirkung äußerer Eingriffe zur Beseitigung schon vorhandener Hemmungen. So treiben die Winterknospen von *Hydrocharis Morsus ranae* im Anfang des Winters nur dann aus, wenn sie durchschnitten werden (Klebs, 1911, S. 7, 67).

Noch größere Aussicht auf Erfolg als das plötzliche Übertragen aus dem periodischen in das tropische Klima hat die jahrelange Kultur solcher Pflanzen in den Tropen, wodurch das Zustandekommen von besonderen, zu Ruhezuständen führenden inneren Bedingungen unmöglich gemacht wird. Wenn auch speziell in diesem Sinne ausgeführte Versuche einstweilen fehlen, so haben wir doch einige mehr zufällige Beobachtungen, welche den Gedanken im Prinzip völlig bestätigen. Ich möchte zunächst an das bekannte Beispiel der Kartoffelknolle erinnern. Wir wissen, dass die Kartoffelknolle sofort nach der Reife nicht zu keimen vermag, sondern dass sie erst nach einer längeren Ruheperiode sozusagen keimreif wird. Nach den Angaben Volken's (1896) besitzen die Kartoffeln des Kilimandscharo keine derartige Ruheperiode, sondern sie sind imstande sofort nach der Reife auszukeimen. Dass aber dies keine spezifische Sorteneigentümlichkeit der am Kilimandscharo kultivierten Kartoffelsorten ist, zeigen die Versuche von B. Schmid (1901), bei welchen es gelang, durch gesteigerte Durchlüftung und höhere Temperatur die Knollen einheimischer Kartoffelsorten schon im Herbst zum Austreiben zu bringen. Sie lieferten normale Pflanzen,

welche neue Knollen bildeten, die ohne Ruheperiode sofort auskeimten. Über ähnliche Versuche berichtet auch Klebs (1903, S. 137). Er fand, dass das sofortige Austreiben der Kartoffelknollen mit ungenügender Ausreife zusammenhängt und kommt zu dem Schluss, dass die inneren Hemmungen, welche ein sofortiges Auskeimen auch bei günstigen Wachstumsbedingungen verhindern, erst während des letzten Ausreifens entstehen.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten einiger meist aus Japan stammender Zwiebel- und Knollengewächse, welche nach den Angaben von Klebs (1911, S. 15—16) im Berggarten von Tjibodas das ganze Jahr hindurch treiben. Auch die Hyazinthe bildet dort Zwiebeln, die sofort auskeimen. Nur zwei Zwiebelgewächse zeigen in Tjibodas periodische Erscheinungen, nämlich *Lilium auratum* und *Galtonia candicans*. Das ist bedeutungsvoll, denn es zeigt, dass selbst bei typischen Überwinterungsorganen wie Knollen und Zwiebeln unter der Einwirkung des gleichmäßig günstigen tropischen Klimas die Periode der Ruhe ausgeschaltet wird. Die beiden Ausnahmen zeigen allein, dass bei diesen das tropische Klima keinesfalls optimale Wachstumsbedingungen bietet.

Im Prinzip ähnlich wie die krautartigen Pflanzen verhalten sich die Holzgewächse der temperierten Zone. Bei diesen sind aber die Verhältnisse besonders auffällig, als hier der ganze oberirdische Pflanzenkörper überwintert. Besonders charakteristisch ist der periodische Wechsel bei den dikotylen Laubhölzern, welcher durch den Laubausbruch im Frühjahr und den Laubfall im Herbst, das Kahlstehen im Winter gekennzeichnet wird. Von den zahlreichen einheimischen Laubbäumen und Sträuchern sind nur vier Sträucher (d. i. nicht einmal 2 % aller Bäume und Sträucher) immergrün (vgl. Klebs, 1911, S. 3).

Während eine Anzahl der ausgesprochen periodisch wachsenden Holzgewächse schon durch die einfache Treibhauskultur aus der Ruhe erweckt werden kann, zeigen andere Arten eine festere Ruhe, welche durch diese einfache Behandlung nicht zu beseitigen ist. Es gilt auch hier, ähnlich wie bei den krautartigen Pflanzen, nicht nur die für das Wachstum der einzelnen Arten optimale Kombination der äußeren Bedingungen zu erkennen und künstlich herzustellen, sondern auch Mittel und Wege zu finden, die in jeder ruhenden Pflanze innewohnenden Hemmungen zu beseitigen. Die ersten bemerkenswerten Versuche auf diesem Gebiete wurden von Askenasy (1877) in den Jahren 1874 – 76 ausgeführt. Dieser Forscher untersuchte nur die Wirkung der einfachen Treibhauskultur auf die Jahresperiode der Knospen, kam aber schon auf Grund dieser ersten Versuche zur richtigen Beurteilung der Natur der Periodizität. Seit dieser Zeit sind große Fortschritte auf diesem Gebiete gemacht worden. Die ersten Versuche, die den ruhenden

Holzpflanzen innewohnenden Hemmungen durch Anwendung von äußeren energischen Eingriffen zu beseitigen, sind die Johannsen's (1900, 1906), durch welche die frühtreibende Wirkung der Äther- und Chloroformdämpfe festgestellt wurde. Außerdem war aber schon bekannt, dass auch andere Mittel, wie Frost und Trockenheit, in ähnlicher Weise wirken. Alle diese Methoden benutzte Howard (1906), als er die Festigkeit der Ruhe zahlreicher europäischer, asiatischer und nordamerikanischer Holzarten an abgeschnittenen Zweigen prüfte. Von den untersuchten 234 Arten konnten 125 schon durch die bloße Überführung ins warme Gewächshaus (in der Zeit vom 20. Oktober bis 4. November) zum sofortigen Austreiben veranlasst werden. 98 Arten trieben zwar durch die bloße Warmhauskultur nicht aus, konnten aber durch die Anwendung der verschiedenen bis dahin bekannten Frühtreibeverfahren, wie Trockenheit, Frost, Äther, einzeln oder in mannigfachen Kombinationen dazu gezwungen werden. Die übrigen 11 Arten zeigten dagegen eine sehr feste Ruheperiode, indem sie allen Mitteln unbeugsamen Widerstand leisteten. Unter diesen Arten sind einige besonders bemerkenswert, da sie auch bei späteren Versuchen unter Anwendung neuerer Frühtreibeverfahren das gleiche Verhalten zeigten, nämlich *Fagus silvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus*-Arten.

In neuerer Zeit sind mehrere neue Verfahren bekannt geworden[9]), wie das Warmbadverfahren von Molisch (1908, 1909), die Verletzungsmethode von Weber (1911), die Injektionsverfahren von Jesenko (1911, 1912), die Radiumbestrahlung von Molisch (1912), das Nährsalzverfahren von Lakon (1912). Durch dieselben sind wir in gesteigertem Maße in der Lage, die Entwicklung der Pflanze zu beherrschen. Zu meinen Versuchen über die Wirkung einer gesteigerten Nährsalzzufuhr auf die ruhenden Holzgewächse hatte ich gerade Arten mit fester Ruheperiode herangezogen. Bei all den untersuchten Arten konnte die günstige Wirkung des Verfahrens festgestellt werden. Selbst bei der am meisten widerspenstigen Rotbuche konnte die Ruhe ins Wanken gebracht werden, wenn es auch nicht gelang, die Blattentfaltung zu erzielen, was nach unseren heutigen Kenntnissen darauf zurückzuführen ist, dass die Beleuchtung bei den Versuchen ungenügend war. Die neueren Versuche von Klebs (1914, S. 91—95) haben die Resultate meiner Untersuchungen in vollem Umfange bestätigt.

Die Buche blieb aber trotzdem das einzige typische Beispiel einer durch äußere Eingriffe nicht wesentlich beeinflussbaren Ruheperiode. Für die Annahme einer auf inneren Gründen beruhenden Periodizität bildet eine Pflanze wie die Buche immerhin eine gewisse Stütze. Denn der Einwand, dass bei einer solchen Pflanze,

9) Näheres bei Burgerstein (1911), Lakon (1913).

bei welcher alle Treibmittel versagen, eine innere Ruhe bestehen kann, konnte nicht als unberechtigt erwiesen werden, so unwahrscheinlich er auch war. Aber auch diese einzige beachtenswerte Stütze der Annahme einer inneren Rhythmik konnte durch die neueren Versuche von Klebs (1914b) beseitigt werden. Es gelang ihm, die Entwicklung der Buche derart zu beherrschen, dass diese Pflanze heute als das beste Beispiel für die Abhängigkeit der Ruheperiode von den äußeren Bedingungen gelten kann. Die Entwicklung der Buche zeigt nämlich eine große Abhängigkeit von den Beleuchtungsverhältnissen. Die Versuche ergaben, dass durch kontinuierliche Beleuchtung die Ruheknospen der Buche zu jeder Zeit im Herbst und im Winter zum Austreiben veranlasst werden können. Bei fortdauernder Kultur in einem besonders zu diesem Zweck eingerichteten kontinuierlich elektrisch beleuchteten Raum konnte Klebs ununterbrochenes Wachstum beobachten, die Bildung von Ruheknospen blieb vollständig aus. Aus den wichtigen Feststellungen Klebs' — auf die wir später eingehender zurückkommen werden — geht unzweifelhaft hervor, dass die Vegetationspunkte der Buche die Fähigkeit besitzen, beständig fortzuwachsen. Diese Fähigkeit ist an gewisse äußere Bedingungen, in erster Linie an eine bestimmte Lichtmenge gebunden. Die Ruheperiode der Buche in der Natur ist somit auf die ungünstigen Beleuchtungsverhältnisse zurückzuführen, welche die Verwirklichung dieser Fähigkeit selbst nach Herstellung günstiger Temperatur nicht gestatten.

Das Verhalten der Buche ist auch in anderer Hinsicht besonders lehrreich. Es zeigt, dass für jede Pflanzenart besondere äußere Bedingungen für die Entwicklung maßgebend sein können und dass es unstatthaft ist, über die Ursachen der Entwicklung irgendwas auszusagen, geschweige denn dieselben auf innere Bedürfnisse zurückzuführen, bevor das Verhalten jeder Art auf die Einwirkung aller erdenklichen Kombinationen der äußeren Bedingungen genau studiert worden ist. Es ist allerdings keine leichte Aufgabe, eine bestimmte Kombination von günstigen Wachstumsbedingungen herzustellen und längere Zeit hindurch konstant zu halten. Vor allen Dingen lässt sich, wie schon hervorgehoben, der Lichtfaktor nicht nach Wünschen regulieren. Daher hat man von jeher auf das Verhalten der tropischen Bäume das Augenmerk gerichtet. Das Verhalten der tropischen Bäume wird im folgenden Kapitel erörtert werden; hier seien nur einige Beobachtungen angeführt, welche das Verhalten von Bäumen aus der temperierten Zone nach ihrer Überführung in das tropische Klima betreffen.

Ein kleines Exemplar der Blutbuche, welches im Herbst nach Tjibodas gebracht wurde, trieb schon im Januar aus (Klebs, 1911, S. 17). Noch größer ist aber der Einfluss des tropischen Klimas

bei Exemplaren, die unter dem Einfluss desselben aufgewachsen waren. Klebs (l. c.) berichtet, dass die Rotbuchen, welche vor einem halben Jahrhundert auf dem Pangerango in einer Höhe von ca. 3000 m angepflanzt wurden, Anfang November zum Teil frisch beblättert waren. Klebs verfolgte in der Zeit von Oktober bis November in Buitenzorg und Tjibodas das Verhalten einer größeren Anzahl von Holzgewächsen der temperierten Zone (Mittelmeerländer, Japan, Nordamerika) und stellte fest, dass die überwiegende Anzahl dieser Pflanzen „unter dem Einfluss des tropischen Klimas zu einer Zeit treiben, wo sie in ihrer Heimat ruhen". Das Klima von Tjibodas wirkte merklich günstiger als das von Buitenzorg. Bemerkenswert ist, dass, während viele der untersuchten Arten in ihrem ganzen Umfang beblättert waren, andere die schon von Schimper (1898, S. 266) beobachtete Erscheinung zeigten, indem sie nämlich gleichzeitig lebhaft wachsende und völlig ruhende Zweige aufwiesen. Dieses verschiedenartige Verhalten von Zweigen ein und desselben Individuums trat um so deutlicher zutage, je weniger günstige Wachstumsbedingungen das Klima für die betreffende Art bot. Die Bedeutung dieser Erscheinung werden wir später näher erörtern.

Überblicken wir das besprochene Verhalten der Pflanzen der temperierten Zone, so kommen wir zu dem Schluss, dass dasselbe in deutlicher Abhängigkeit von der Außenwelt steht. Der allmähliche Übergang in das Ruhestadium fällt mit den gegen Ende der Vegetationsperiode immer mehr ungünstig sich gestaltenden Lebensbedingungen zusammen. Die größte Bedeutung fällt unzweifelhaft der Temperatur zu, da, wie wir gesehen haben, ein großer Teil unserer Gewächse schon durch bloße Temperaturregulierung in beständigem Wachstum gehalten werden kann. Sehr wichtig ist ferner die Luftfeuchtigkeit, welcher Faktor schon allein periodische Erscheinungen hervorrufen kann, wie z. B. in den Klimaten, wo bei nahezu konstanter Temperatur ein periodischer Wechsel der Luftfeuchtigkeit eintritt, wie z. B. auf Ceylon. Diese beiden Faktoren, Temperatur und Luftfeuchtigkeit, sind die augenfälligsten und wohl die einzigen, welche gewöhnlich bei der Herstellung günstiger Wachstumsbedingungen berücksichtigt werden. Wir haben aber gesehen, dass auch andere für das pflanzliche Leben wichtige Faktoren in der Entscheidung über Wachstum und Ruhe von Bedeutung sein können. Das gilt besonders vom Licht und dem Nährsalzgehalt des Bodens, Faktoren, welche trotz ihrer für das Pflanzenleben entscheidenden Bedeutung bisher bei der Betrachtung periodischer Erscheinungen völlig unberücksichtigt geblieben waren.

Bei Berücksichtigung sämtlicher äußerer Faktoren besteht die Aussicht, jede Pflanze in beständigem Wachstum zu erhalten. Die

Schwierigkeit solcher Kulturen besteht indessen nicht nur in der Herstellung und der beständigen Haltung bestimmter äußerer Bedingungen, sondern in der Erkenntnis selbst, dieser für jede Art optimalen Kombinationen der äußeren Bedingungen. Wenn wir z. B. heute dank der Untersuchungen von Klebs wissen, dass für die Buche der Hauptfaktor das Licht ist, so bedeutet dies durchaus nicht, dass die anderen äußeren Bedingungen gänzlich vernachlässigt werden dürfen. Es ist im Gegenteil klar, dass nur dann ein unbegrenztes Wachstum zu erwarten ist, wenn dabei auch die anderen Faktoren in dem für die Art angemessenen Grade wirksam sind. Ausschlaggebend ist also die „Harmonie" der äußeren Bedingungen (vgl. Lakon, 1913, S. 29; Klebs, 1911, S. 7). Ebenso wird das Licht auch in solchen Fällen mitspielen, wo ihm eine entscheidende Bedeutung keinesfalls zufällt.

Auch für die Holzgewächse gilt der Satz, dass die optimale Kombination der äußeren Bedingungen unverändert bleiben muss, soll der Eintritt einer Ruheperiode verhindert werden. Ist die Ruhe eingetreten, so genügt das nachträgliche Einsetzen von optimalen Wachstumsbedingungen nicht mehr, die vorhandenen inneren Hemmungen aufzuheben.

Nachdem wir im vorstehenden das Verhältnis der Pflanze zur Außenwelt näher studiert haben, gewinnt es an Interesse, die Entwicklung unserer Holzpflanzen während der Vegetationsperiode selbst zu verfolgen. Es stellt sich heraus, dass dieselbe eine sehr mannigfache ist. Während nämlich bei einigen das Aufhören des Wachstums mit dem Eintritt der widrigen äußeren Bedingungen des Winters zusammenfällt, haben wir bei anderen Arten einen Wachstumsstillstand schon innerhalb der Vegetationsperiode. Bei der letzteren Kategorie findet nach der Entfaltung der in den Knospen angelegten Blätter eine sofortige Bildung von Ruheknospen statt: hierher gehören die Eichen, die Buche, die Rosskastanie u. a. Bei der ersteren Kategorie dagegen geht das Wachstum bis zum Eintritt des Winters ungestört weiter, wobei auch neuangelegte Seitenknospen zur Streckung übergehen; hierher gehört eine größere Anzahl unserer Holzgewächse. Um diese Verhältnisse näher aufzuklären hat Klebs umfangreiche Beobachtungen in Heidelberg gemacht, die er in seinem neuen, für unsere Fragen bedeutsamen Werk niedergelegt hat (Klebs, 1914 b, S. 97—109).

Klebs unterscheidet vier Kategorien mit folgendem Verhalten: 1. Die Mehrzahl der Triebe wächst bis in den Herbst hinein ununterbrochen fort. 2. Nur ein Teil der Triebe, insbesondere Stamm- und Stockloden zeigen bis gegen Oktober ununterbrochenes Wachstum. 3. Die Mehrzahl der Triebe zeigt nur noch im Juli und August Wachstumserscheinungen, während mit dem September allgemeine

Ruhe eintritt. 4. Die Mehrzahl der Knospen wird schon im Mai bis Juni geschlossen; einige der hierher gehörenden Pflanzen öffnen einen Teil ihrer Knospen schon innerhalb derselben Vegetationsperiode und bilden somit einen zweiten Trieb (Johannistrieb).

In dem Beobachtungsmaterial Klebs' waren 163 Pflanzengattungen vertreten und zwar einige durch mehrere Arten. Von diesen Gattungen waren 53 in der ersten, 43 in der zweiten, 50 in der dritten und 40 in der vierten Kategorie vertreten. Mehrere der untersuchten Gattungen gehören zugleich mehreren Kategorien an. In den beiden ersten Kategorien zusammengenommen sind 91 Gattungen vertreten; das bedeutet, dass mehr als die Hälfte der überhaupt untersuchten Gattungen Vertreter aufweisen, welche während der ganzen Vegetationsperiode Wachstumserscheinungen zeigen. Diese Verhältnisse gelten nur für das eine Beobachtungsjahr und nur für bestimmte, im Klima von Heidelberg wachsende Exemplare. Es ist indessen anzunehmen, dass die Beobachtung mehrerer Exemplare ein und derselben Art an verschiedenen Standorten größere Verschiebungen und somit eine größere Mannigfaltigkeit zutage fördern wird. So hebt Klebs die beachtenswerte Tatsache hervor, dass mehrere, gemäß ihres Verhaltens in Heidelberg zu den beiden letzten Kategorien eingereihten Arten, nach den Beobachtungen von Späth (1912) zu den ersten Gruppen gehören. Der Unterschied beruht auf einer besseren Bodenernährung, da Späth jüngere, gut gepflegte Exemplare untersuchte. Klebs unterscheidet folgende vier Kategorien von Faktoren, welche eine Verlängerung der Wachstumszeit veranlassen können: 1. Jugendliches Alter. 2. Äußere klimatische Einflüsse und Bodenverhältnisse, wie Temperatur, Feuchtigkeit, Nährsalzgehalt des Bodens. 3. Stecklingskultur. 4. Entblätterung.

Die Bedeutung des Alters des Individuums für sein periodisches Verhalten ist allgemein bekannt; wir werden später Gelegenheit haben, einige damit zusammenhängende Erscheinungen kennen zu lernen. Klebs führt einige auffallende Beispiele an. Ältere Bäume von *Ailanthus glandulosa* gingen schon im Juli in das Ruhestadium über, während jüngere Exemplare bis Ende September, ja kleine Topfpflanzen selbst in der Zeit von Oktober bis Dezember wuchsen. Das gleiche wurde für *Robinia pseudacacia* festgestellt, welche Pflanze bei älteren Bäumen bis Ende August, bei jüngeren Topfexemplaren im Gewächshaus bis zum Januar Wachstumserscheinungen zeigte. Die Bedeutung der äußeren klimatischen und Bodenverhältnisse kommt schon bei einigen Versuchen von Späth (1912) zur Geltung, bei welchen Holzarten, die schon frühzeitig während der Vegetationsperiode zur Ruhe übergingen, durch Gewächshauskultur bei erhöhter Temperatur und Feuchtigkeit sowie guter Düngung zum erneuten Wachstum veran-

lasst wurden. Im gleichen Sinne wirkt auch die schon lange bekannte Methode der Entblätterung, wodurch einerseits die Kohlensäureassimilation, andererseits die Beanspruchung des Wassers und der Nährsalze durch die vorhandenen Blätter herabgesetzt wird. Bei der Stecklingskultur ist die Beeinflussung eine leichtere, da hier bestimmte Knospen von der hemmenden Wirkung anderer Organe freigemacht werden. Die zahlreichen, oben erwähnten Frühtreibemittel sind vielfach an abgeschnittenen Zweigen mit Erfolg angewendet worden. Klebs stellte Zweige verschiedener Heidelberger Holzarten in Wasser in den Lichtraum und erhielt dadurch bei zahlreichen, meist zu der vierten Kategorie gehörigen, sonst frühzeitig ruhenden Arten, ein sofortiges Austreiben der schon in den Ruhezustand übergegangenen Knospen. Die Methode der Entblätterung wurde von Späth (1912, S. 46—47) in großem Maßstabe angewendet. Holzarten, welche frühzeitig während der Vegetationsperiode ruhten, wurden durch wiederholte Entblätterungen von Juni bis September in ständigem Wachstum gehalten. Hierher gehört auch die Erscheinung der ungewöhnlichen zweiten Belaubung und Blütenbildung vieler unserer Holzgewächse im Herbst infolge frühzeitigen Hitzelaubfalls, worüber schon zahlreiche Berichte vorliegen. Als typisches Beispiel hierzu kann die Rosskastanie dienen. Klebs beobachtete diese Erscheinung nach dem heißen Sommer 1911 bei 20 Holzarten. Rosskastanie und Flieder (*Syringa vulgaris*) blühten zugleich mit der Neubelaubung zum zweiten Male.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass wir in der Lage sind, das „normale" Verhalten unserer Holzgewächse zu ändern und dass letztere bei Herstellung geeigneter Bedingungen die in ihrer spezifischen Struktur begründete Fähigkeit, ohne Ruhe beständig zu wachsen, zur Entfaltung bringen. Die Festigkeit der Ruhe ist bei den verschiedenen Arten verschieden ausgeprägt, wie auch die infolge der widrigen äußeren Bedingungen eintretenden inneren Hemmungen verschieden tiefgreifend sein können, doch ist sie keinesfalls unbeugsam. Wir gewinnen den Eindruck, dass die Ruheperiode eine Zwangslage, aber kein Bedürfnis ist. In diesem Sinne lassen sich auch einige spezielle, mit der jährlichen Periodizität engverknüpfte Erscheinungen erklären, die wir in einem späteren Kapitel behandeln werden. Vorerst wollen wir im folgenden Abschnitt das Verhalten der tropischen Pflanzen besprechen.

## IV. Das Verhalten der Tropenpflanzen.

Während von unseren einheimischen Holzarten — wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben — nicht einmal 2 % immergrün sind, verschiebt sich das Verhältnis zwischen Immergrünen und Laubabwerfenden immer mehr zugunsten der ersteren je mehr wir uns

den Tropen nähern. Nach einer auf Grund der Arbeiten von Wright (1905) und Koorders (1898) entworfenen Zusammenstellung Klebs' (1911, S. 4) haben wir z. B. auf Ceylon und Java folgende Verhältnisse: In dem Klima Ceylons, wo die Wachstumsbedingungen das ganze Jahr hindurch zwar viel günstiger sind als bei uns, wo aber eine deutliche Periodizität von Feuchtigkeit und Trockenheit herrscht, sind von 650 einheimischen Baumarten 560, d. h. 86 %, immergrün. Auf Java, wo auch die Feuchtigkeitsverhältnisse im allgemeinen keinen größeren Schwankungen unterworfen sind, ist das Verhältnis ein noch günstigeres; hier sind von 1200 einheimischen Arten die 1135, d. h. 95 % immergrün. Bemerkenswert ist dabei, dass die wenigen Laubabwerfenden meist auf die niederen Regionen von Ost- und Mitteljava beschränkt sind, wo eine sommerliche Trockenperiode herrscht. In dem gleichmäßigeren Klima Westjavas fehlen dagegen auch diese wenigen laubabwerfenden Arten fast gänzlich. Gerade diese fortwährende üppige Belaubung der tropischen Pflanzenwelt ist es, was in pflanzengeographischer Hinsicht die Tropen am besten kennzeichnet.

Dieses Bild allgemeiner und kontinuierlicher Bewegung, welches die meisten Reisenden von der Vegetation in immerfeuchten Tropenregionen mitgenommen haben, soll aber nach Schimper (1898, S. 262) nur ein Trugbild sein! Auf Grund seiner reichen Beobachtungen in den Tropen kommt dieser Forscher zur folgenden Charakterisierung des Verhaltens der tropischen Baumwelt: Der tropische Wald ist zum größten Teil aus periodisch laubabwerfenden Bäumen zusammengesetzt. Es gibt dabei Holzgewächse, die ohne jede Beziehung zur Jahreszeit, in größeren oder kürzeren Intervallen (1—6mal jährlich) ihr Laub abwerfen, derart, dass Bäume derselben Arten, unter denselben äußeren Bedingungen, sich zu ungleicher Zeit belauben und entlauben. In einigen Fällen entlauben und belauben sich sogar die einzelnen Zweige ein und desselben Baumes zu ungleichen Zeiten. Aber auch die immergrünen Holzgewächse der immerwährend feuchten Gebiete sind, nach Schimper, nicht in fortwährendem Wachstum begriffen, sondern, ebenso wie die laubabwerfenden, dem periodischen Wechsel von Ruhe und Bewegung unterworfen. Dabei ist eine gleichzeitige Verjüngung der ganzen Krone seltener; häufiger findet ein ungleichzeitiger Übergang der Endknospen einzelner Zweige oder Zweigsysteme aus dem ruhenden in den aktiven Zustand statt.

Bezeichnend für die Anschauungsweise Schimper's ist der Umstand, dass nach ihm auch bei den immergrünen Bäumen der letztgenannten Kategorie, d. h. auch bei solchen, welche an einzelnen Zweigen das ganze Jahr hindurch in fortwährendem Wachstum begriffen sind, eine Abwechslung von Ruhe und Bewegung vorhanden ist. Jeder „individualisierte" Zweig habe seine eigene Periodizität.

Das trifft nach Schimper auch für die im immerfeuchten Berggarten zu Tjibodas stehenden Holzpflanzen der temperierten Zone zu, welche vielfach an ein und demselben Exemplare gleichzeitig winterliche, frühjährliche, sommerliche und herbstliche Sprosse tragen.

Auf Grund der angeführten Beobachtungen kommt Schimper zu dem allgemeinen Schluss, dass in dem nahezu gleichmäßigen Klima für die Abwechslung von Ruhe und Bewegung vorwiegend oder allein innere Ursachen maßgebend sind. „Aufgegeben wird solche Rhythmik jedoch niemals, denn sie ist im Wesen des Organismus und nicht in den äußeren Bedingungen begründet. Ihr Zusammenhang mit den letzteren ist eine sekundäre Erscheinung, eine Anpassung."

Die Auffassung Schimper's wurde seither von den meisten Forschern der Tropenvegetation zu eigen gemacht. Nur Klebs hat dieselbe nicht nur auf Grund von Beobachtungen in den Tropen, sondern auch von Versuchen bekämpft. Es würde mich zu weit führen, wollte ich hier alle die von den verschiedenen Forschern gemachten Beobachtungen besprechen[10]). Ich will mich vielmehr auf die neuesten Arbeiten von Klebs, Volkens und Simon beschränken.

Volkens (1912) verfolgte das Verhalten verschiedener markierter Exemplare auf Java. Seine reichen Beobachtungen lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen: Die Zeitdauer, welche der Prozess des Blattfalls bei den verschiedenen Arten beansprucht, ist äußerst verschieden; sie kann wenige Tage bis mehrere Wochen betragen. Ein Exemplar von *Sindora sumatrana* war z. B. 9 Monate im Werfen begriffen. Bei derartigen Fällen geht Laubfall und Lauberneuerung Hand in Hand. Bei einigen Arten vollzieht sich das Werfen astweise; es beginnt gewöhnlich an der Spitze der Krone und setzt sich allmählich zu ihrer Basis hin fort, ein Verhalten, was nicht immer mit den Beleuchtungsverhältnissen der einzelnen Zweige in Zusammenhang steht. Zwischen dieser Kategorie und der der Immergrünen im engeren Sinne stehen einerseits diejenigen Arten, welche mit dem Fall der alten zugleich das Entstehen der neuen Blätter verbinden, andererseits diejenigen, bei welchen das Werfen erst eintritt, nachdem das ganze Laub sich bereits zur vollen Größe entwickelt hat. Beiden Kategorien gemeinsam ist, dass dauernd nur ein Blattschub funktioniert, während bei den Immergrünen im engeren Sinne zum mindesten zwei Schübe gleichzeitig am Baume anzutreffen sind. Von den letzteren werden zwei Kategorien unterschieden, solche, welche eine ziemlich strenge Periodizität zeigen und solche, welche das ganze Jahr im schwachen

10) Vgl. hierzu die Arbeiten von Klebs (1911), Volkens (1912) und Lakon (1913), ferner die Behandlung in Pfeffer (1904).

Werfen begriffen sind. Das typische Verhalten der periodisch werfenden Arten besteht darin, dass vor, mit oder nach dem Treiben eines neuen Blattschubes der vorletzte Schub zum Abstoß gelangt, so dass am Baume stets zwei Schübe funktionieren. Außer diesem typischen Blattwechsel sind einige Arten dieser Kategorie auch einer „Generalreinigung" unterworfen, die darin besteht, dass selten, vermutlich in mehrjährigen Perioden, auch der letzte Schub abgeworfen wird. Bei den typisch unperiodischen Immergrünen ist das unausgesetzte Treiben mit unausgesetztem Werfen verknüpft. Verschiedene Übergangsformen verbinden die verschiedenen Kategorien miteinander.

Sehr charakteristisch für die tropischen Pflanzen ist die Kürze der zwischen Werfen und Treiben eingeschalteten Ruheperiode. Die ganz überwiegende Anzahl der Arten bleibt nur auf wenige, höchstens 8 Tage kahl. Ein Kahlstehen über 2 Monate konnte nur bei *Albizzia Lebbek* und *Odina gemmifera* beobachtet werden. Auch die partielle Ruhe der einzelnen Äste ist gewöhnlich eine sehr kurze. Besonders bemerkenswert ist, dass von allen Arten, die nur wenige Tage kahl stehen, Exemplare beobachtet werden können, bei welchen Werfen und Treiben ineinander fließt.

Volkens gelangt auf Grund dieser Beobachtungen in völliger Übereinstimmung mit Schimper zu dem Schluss, dass auch die tropischen Gewächse periodische Erscheinungen zeigen, welche auf „inneren Ursachen" beruhen. Von den äußeren Faktoren des Buitenzorger Klimas kann nur die Temperatur als beständig gleichmäßig angesehen werden, während die Menge der Niederschläge, der Feuchtigkeitsgrad der Luft und die Größe der Insolation Schwankungen unterworfen sind. Ein Zusammenhang dieser Faktoren mit den periodischen Erscheinungen konnte indessen nicht festgestellt werden.

Die Beobachtungen Volkens' konnten neuerdings durch S. V. Simon (1914) bestätigt und erweitert werden, und zwar zum größten Teil auf Grund desselben Beobachtungsmaterials des Buitenzorger Gartens. Diese Beobachtungen brachten indessen keine neuen Gesichtspunkte zutage[11]). Bemerkenswert ist das Resultat, dass „die Größe der Niederschläge und der Beleuchtung in den besprochenen Tropengebieten während des ganzen Jahres nicht so gleichmäßig ist, wie manche Autoren anzunehmen geneigt sind". Simon hält zwar diese Schwankungen „kaum so belangreich, dass sie einen direkten Einfluss auf das Wachstum ausüben werden", gibt aber zu, dass dieselben bei vielen Baumarten den Blattfall beeinflussen oder sogar hervorrufen, so dass man an die Möglichkeit denken muss, „dass auf diese Weise eine indirekte Beeinflussung auch des

11) Vgl. hierzu: Lakon (1915).

Wachstums stattfinden könnte". Eine derartige Beeinflussung sei tatsächlich anzunehmen, sie gehe aber nur dahin, den Zeitpunkt des Laubfalls und der Lauberneuerung zu bestimmen; die primäre Ursache des periodischen Wechsels zwischen Wachstum und Ruhe sei dagegen in der spezifischen Struktur zu suchen! Der Grund, welcher Simon zu diesem merkwürdigen Schluss zwingt, bildet der Umstand, dass die Mehrzahl der Bäume „begrenzte Knospen" besitzen, so dass ein kontinuierliches Wachstum unmöglich ist. Diese Annahme ist indessen durchaus irrig, wie schon aus dem bisher Gesagten unzweifelhaft hervorgeht, denn wir haben gesehen, dass selbst der Vegetationspunkt der Buche die Fähigkeit hat, beständig zu wachsen. Diese Frage kann eben nur das Experiment und nicht die einfache Beobachtung in den Tropen entscheiden.

Wir sind heute im Besitze eines höchst umfangreichen und sehr wertvollen Materials über die periodischen Erscheinungen der Pflanzenwelt der Tropen und trotzdem sind wir durch diese Beobachtungen in der Erkenntnis von der Natur der Periodizität selbst keinen Schritt weiter gekommen als wir durch das Werk Schimper's schon waren. Hierin muss ich der Ansicht Dingler's völlig beipflichten, wenn er sagt (1911, S. 133): „Gerade der Periodizität wird man überhaupt nur auf experimentellem Wege beikommen, wenn ich auch die Wichtigkeit von Beobachtungen unter natürlichen Lebensbedingungen nicht unterschätzen möchte — aber mehr für die biologische Deutung als für das physiologische Wesen eines Vorganges." In dieser Hinsicht sind nur die Arbeiten von Klebs von ausschlaggebender Bedeutung, der seine Beobachtungen in den Tropen durch ausgedehnte Versuche ergänzte.

Durch genaue Wachstumsmessungen konnte Klebs (1911, S. 26ff.) zunächst feststellen, dass in Buitenzorg, abgesehen von den vielen Farnbäumen und den monokotylen Arten, auch zahlreiche Dikotylenbäume ein ununterbrochenes Wachstum aufweisen. Bei anderen Arten dagegen wurde eine Zeit der Ruhe konstatiert. Klebs versuchte nun die ruhenden Zweige solcher Arten durch das bekannte Mittel der Entblätterung zu neuem Wachstum zu veranlassen, was ihm tatsächlich bei mehreren Arten gelang. Sehr interessant war das Verhalten von jungen Topfpflanzen; sie wurden unter sehr günstigen Licht-, Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen gehalten, während der stark erschöpfte Boden eine ungünstige Beschaffenheit besaß. Viele Arten zeigten dabei eine Ruheperiode, die aber durch Entblätterung oder Verbesserung der Beschaffenheit des Bodens durch Begießen mit Nährsalzlösung verkürzt oder völlig beseitigt werden konnte. Durch diese Versuche wurde zugleich auf die große Bedeutung eines weiteren bis dahin gänzlich vernachlässigten Faktors hingewiesen, nämlich des Nährsalzgehaltes des Bodens. Heute, nachdem ich (Lakon,

1912) die Beeinflussung der Ruheperiode durch die Nährsalze näher begründet habe, ist die Berücksichtigung dieses Faktors bei der Behandlung von Fragen der Periodizität unerlässlich.

Die Berücksichtigung des Bodenfaktors hat bei den weiteren Versuchen, die Klebs (1912, 1915) mit tropischen Pflanzen in Heidelberg anstellte, zu erneuten Erfolgen geführt. Die Versuche in Heidelberg gestatteten Klebs das Verhalten von tropischen Pflanzen mehrere Jahre hindurch zu verfolgen. Aus diesen Versuchen geht zunächst hervor, dass es eine ganze Anzahl Tropenpflanzen gibt und zwar Vertreter der verschiedensten Familien und Gewächsformen (Kräuter, Stauden, Sträucher und Bäume), die das ganze Jahr hindurch ununterbrochenes Wachstum aufweisen. Bei einigen anderen Arten erfolgt die Blattbildung gleichmäßig, kann aber durch Ruhepausen unterbrochen werden. Pflanzen, die in Form älterer Bäume in den Tropen eine deutliche Periodizität aufweisen, konnten als junge Individuen in Heidelberg in beständigem Wachstum gehalten werden. Die Vertreter dieser Kategorie unterscheiden sich von denjenigen der ersteren dadurch, dass bei ihnen die Grenzen der miteinander kombiniert wirkenden Faktoren anders gezogen sind als bei jenen. Schließlich gibt es Arten, bei welchen die Blattbildung in Schüben erfolgt; nach jedem Schub kann Ruhe eintreten. Auch bei solchen Pflanzen konnte die Ruhe beseitigt werden und zwar entweder durch geeignete Düngung oder durch Düngung unter gleichzeitiger Entfernung der neugebildeten Blätter. Die Ruheperiode der tropischen Pflanzen in Heidelberg fällt mit der Zeit der geringen Lichtintensität im Winter zusammen.

Die große Mannigfaltigkeit in der Reaktion der einzelnen Arten auf die Kulturbedingungen mahnt zur größten Vorsicht in der Beurteilung des Verhältnisses der Pflanze zur Außenwelt. Ähnlich wie bei den niederen Pflanzen ist auch hier nur das spezielle Studium der einzelnen Arten berufen, die für dieselben optimale Konstellation der Wachstumsbedingungen aufzudecken. Die wichtigste Aufgabe der Erforschung der Periodizität besteht in der Tat darin, die äußeren Faktoren, welche bei den einzelnen Arten die Ruheperiode provozieren, festzustellen. Diesen Weg hat Klebs beschritten, indem er die Kultur seiner tropischen Pflanzen unter bestimmten, mannigfach veränderten Bedingungen, jahrelang konsequent durchführt. In seiner neuesten Arbeit (1915) hat Klebs an fünf Beispielen einige der bisher erzielten Erfolge illustriert. Diese Versuche sind von größter Bedeutung und verdienen hier eine nähere Besprechung.

Die erste Versuchspflanze, *Terminalia catappa* (Klebs, 1915, S. 738—752), ist in ihrem ursprünglichen Standort an der javanischen Küste (nach Koorders und Valeton) höchstens für eine Woche

blattlos. Nach den Angaben von Volkens (1912) und Wright (1905), die Klebs anführt, soll die Pflanze sowohl auf Java wie auf Ceylon, abgesehen von der kurzen Zeit des jährlich zweimal erfolgenden Treibens, längere Perioden der Ruhe aufweisen. Klebs hat früher berichtet (1912, S. 261; 1911, S. 35), dass bei einem größeren Baum des Buitenzorger Gartens, welcher Anfang Dezember völlig ruhte, die Entblätterung wirkungslos blieb. Junge, etwa zweijährige Topfexemplare, welche seit ihrer Keimung nicht umgepflanzt waren, zeigten dagegen in demselben Winter ein wesentlich anderes Verhalten. Nach der Bildung neuer Blätter machten nämlich diese Pflanzen Anstalten, in Ruhe überzugehen, wurden aber durch Entblätterung daran verhindert. Die weitere Beobachtung der Pflanzen in Heidelberg bestätigte das Ergebnis, dass der Vegetationspunkt auch dieser Art die Fähigkeit hat, beständig zu wachsen. Auf einem gut gedüngten und von Zeit zu Zeit mit neuer Erde versehenen Hügel wächst die Pflanze beständig, selbst in der kritischen Zeit der geringsten Lichtmenge im Winter fort. Bei Topfkultur in begrenzter Erdmenge zeigt die Pflanze dagegen einen ausgesprochenen Wechsel von Wachstum und längerer Ruhe, letztere vorwiegend zur Zeit der geringsten Lichtmenge. Besonders instruktiv sind die Fälle, bei welchen ein und dasselbe Exemplar im Laufe der Jahre abwechselnd auf freiem Erdhügel mit stets frischer Erde und in Topf mit beschränkter Erdmenge kultiviert wurde. Im ersteren Falle wuchs die Pflanze ohne Unterbrechung fort; im Topf ging sie dagegen nach einiger Zeit in Ruhe über, aus welcher sie durch die einfache Überführung in nahrhafte Erde wiederum erweckt und zum beständigen Wachstum veranlasst wurde. Bemerkenswert ist, dass die Topfpflanzen außer der einmaligen längeren, auch kurze Ruhepausen (von 9—11 Tagen) des Hauptsprosses zeigten und zwar nur zu einer Zeit, wo die Seitensprosse deutlich wuchsen. Bei diesen kurzen Ruhepausen des Hauptsprosses handelt es sich um Folgen des Konkurrenzkampfes um die im beschränkten Maße zur Verfügung stehenden Nährsalze. Aus dem Gesagten geht hervor, dass *Terminalia catappa* bei günstiger Kombination der Außenbedingungen ununterbrochen wächst. Dabei fallen zwei Faktoren besonders ins Gewicht, das Licht und die Nährsalze. Das Wachstum geht ungestört fort so lange diese beiden Faktoren in richtigem Verhältnis wirksam sind, dagegen tritt Ruhe ein sobald auch nur der eine dieser Faktoren vermindert wird.

Die zweite Versuchspflanze, *Theobroma cacao* (Klebs, 1915, S. 752—761), treibt auf Ceylon fünfmal, auf Java zweimal im Jahre vollständig, wie aus den Angaben von Smith (1909) und Volkens (1912), die Klebs anführt, hervorgeht. Junge Topfpflanzen zeigten bei den Versuchen von Klebs in Buitenzorg abwechselnd Ruhe-

pausen, die aber durch Entblätterung oder Nährsalzzugabe beseitigt werden konnten. Bei den späteren Versuchen in Heidelberg unter fortwährend günstigen Bedingungen zeigten die Pflanzen ein ganz anderes Verhalten. Sie wuchsen ohne Unterbrechung fort, doch gelangten die Blätter zur Zeit der geringsten Lichtmenge nicht zur normalen Ausbildung. Besonders bemerkenswert und für die ganze Frage bedeutungsvoll ist der Umstand, dass die Pflanze, welche ein typisches Beispiel der schubweise erfolgenden Blattbildung darstellt, bei dem ununterbrochenen Wachstum in Heidelberg ihre Blätter sukzessive anlegte. Die bei vielen Tropenpflanzen charakteristische Blattbildung in Schüben ist daher keine unter allen Umständen notwendige Erscheinung, welche etwa im Sinne einer erblichen inneren Periodizität gedeutet werden kann, wie schon vielfach geschehen.

Die dritte Versuchspflanze, *Albizzia stipulata* (Klebs, 1915, S. 761—765), steht (nach Koorders und Valeton) in Mitteljava während der trockenen Sommerzeit monatelang kahl. Die von Simon (1914, S. 107) in Buitenzorg untersuchten größeren Bäume zeigten eine 2—3monatliche Ruhe in der Zeit von Januar bis Juni, während die Pflanze auf Ceylon (nach Wright, 1905) nur 9—21 Tage blattlos steht. Demgegenüber stehen die Angaben von Klebs (1911, S. 43 und 1912, S. 264), nach welchen ein junger Baum des Buitenzorger Gartens sowie Topfexemplare daselbst während der ganzen Beobachtungszeit, von Oktober bis Mitte Februar ununterbrochen fortwuchsen. Bei den Heidelberger Versuchen zeigte diese Pflanze folgendes Verhalten: Ein Topfexemplar ging zur Zeit der geringsten Lichtmenge — Ende Dezember — unter Blattfall in den Ruhezustand über. Durch Entblätterung am 15. Januar fing die Pflanze sofort zu wachsen an und von nun an wuchs sie mit zunehmender Lichtmenge ununterbrochen fort. Bei einem weiteren Exemplare konnte die Ruheperiode im Dezember dadurch ausgeschaltet werden, dass die Pflanze im November in einen großen Topf mit guter, gedüngter Erde versetzt wurde. Hier wuchs die Pflanze ohne jegliche Ruhe fort und zeigte keinen deutlichen Laubfall. *Albizzia stipulata* zeigt große Abhängigkeit vom Lichtfaktor. Durch Verdunklung wird das Wachstum sofort sistiert, wenn die Pflanze unzureichend ernährt ist; bei guter Ernährung fallen zwar die älteren Blätter ab, das Wachstum der jüngsten geht aber auch im Dunkeln weiter. Aus diesen Versuchen geht hervor, dass *Albizzia* die Fähigkeit zum fortdauernden Wachstum besitzt. Je nach dem Ernährungszustand reagiert sie in verschiedenem Grade auf die äußeren Bedingungen, welche allein über Wachstum oder Ruhe entscheiden.

Die vierte Versuchspflanze, *Sterculia macrophylla* (Klebs, 1915, S. 765—770) wird auf Java (nach Koorders und Valeton; Vol-

kens, 1912, S. 13) zur Blütezeit im Frühjahr kahl. Nach Simon (1914, S. 121) dagegen soll eine Varietät dieser Art bei einem Exemplar des Buitenzorger Gartens erst am 27. Juni völlig kahl geworden sein. Bei den früheren Versuchen in Buitenzorg konnte Klebs (1911, S. 45) junge Topfpflanzen im Laufe des Winters durch Entblätterung und Begießen mit Nährsalzlösung zu dreimaligem Treiben veranlassen. Bei späteren Versuchen in Heidelberg (1912, S. 269 und 1915, S. 767) wuchs die Pflanze auf gut gedüngtem freiem Erdhügel im Gewächshaus von Mai bis Oktober ununterbrochen fort unter beständiger Blattbildung; die Blattbildung erfolgte also auch hier ähnlich wie beim Kakaobaum nicht in den charakteristischen Schüben, sondern sukzessive! Nach der Überführung in einen Topf im Oktober ruhte die Pflanze bis Februar. Von dieser Zeit an wechselte Wachstum und Ruhe, und zwar wurden die Ruheperioden im Laufe der Jahre immer länger — die letzte Ruheperiode betrug 10 Monate, eine unverkennbare Wirkung der Topfkultur bei begrenzter Erdmenge.

Die letzte Versuchspflanze endlich, *Pithecolobium Saman* (Klebs, 1915, S. 771—783), scheint nach den vorliegenden Beobachtungen auf Java nur einmal im Jahre für kurze Zeit zu treiben. Einige von Volkens (1912, S. 64) kontrollierten Exemplare des Buitenzorger Gartens blieben in der Zeit von Januar bis Juli unverändert; sie fingen erst im Juli an die Blätter abzuwerfen. Auf Ceylon wirft der Baum (nach Wright, 1905) schon im Januar—Februar, um sich dann im Februar März neu zu belauben. Bei den Heidelberger Versuchen zeigte diese Art im wesentlichen das gleiche Verhalten wie *Terminalia catappa*. Frei ausgepflanzt oder im Topf bei reichlicher Nährsalzzufuhr wuchs die Pflanze das ganze Jahr hindurch ununterbrochen fort. Bei mangelhafter Nährsalzversorgung, in einem Topf mit begrenzter Erdmenge, zeigte sie im Winter eine längere Ruheperiode. Durch künstliche Steigerung oder Herabsetzung der Nährsalzzufuhr konnte die Pflanze zu ununterbrochenem Wachstum oder zu zeitweiliger Ruhe willkürlich gebracht werden. *Pithecolobium Saman* zeigt ferner eine Eigentümlichkeit, welche die Bedeutung der Bodenernährung noch deutlicher macht. Die Pflanze ist nämlich eine Mimosacee, welche an ihren Wurzeln stickstoffbindende Bakterien besitzt. Sind die Versuchsexemplare knöllchenfrei, so reagieren sie schnell und deutlich auf die jeweilige Bodenbeschaffenheit; gut ernährte und reichlich mit Knöllchen versehene Exemplare können dagegen auch nach der Überführung in Sand ein langandauerndes Wachstum aufweisen. Die Pflanze zeigt überhaupt große Abhängigkeit von den Außenbedingungen; auch durch geeignete Regulierung der Temperatur konnte sie zum Wachsen oder Ruhen veranlasst werden.

Aus diesen wichtigen Versuchen Klebs', die hier nur kurz besprochen worden sind, geht folgendes deutlich hervor: Die Vegetationspunkte der untersuchten tropischen Baumarten haben das Vermögen unbegrenzt zu wachsen. Die bei diesen Pflanzen in der Natur auftretende Ruheperiode ist die Folge des Einflusses der äußeren Bedingungen. Bei beständig angemessener Wärme, Luft- und Bodenfeuchtigkeit treten als die Faktoren, welche über Wachstum und Ruhe zu entscheiden haben, das Licht und der Nährsalzgehalt des Bodens hervor. Bei Verminderung der Lichtmenge kann der gesteigerte Salzfaktor das Wachstum noch aufrecht erhalten, was darauf hinweist, dass die Empfindlichkeit der Pflanze der Lichtmenge gegenüber durch den Salzfaktor reguliert werden kann. „Bei der Entstehung der Ruheperiode können verminderte Lichtmenge und begrenzte Nährsalzmenge zusammenwirken" (Klebs, 1915, S. 288).

Aus dem Gesagten geht hervor, dass auch bei den tropischen Bäumen die Entscheidung über Wachstum oder Ruhe allein den äußeren Bedingungen zufällt; ein inneres Ruhebedürfnis kommt auch bei diesen Pflanzen keinesfalls zum Vorschein. Wie kommt es aber, dass diese Pflanzen in dem gleichmäßigen Tropenklima vielfach periodische Erscheinungen zeigen? Diese Frage können wir gegenwärtig nicht beantworten, da spezielle Untersuchungen fehlen. Für die Beurteilung dieser Frage kommen in erster Linie folgende Momente in Betracht. Zunächst wissen wir noch lange nicht sicher, ob die Lebensbedingungen in den Tropen tatsächlich gleichmäßig sind. Erstens haben wir gesehen, dass sowohl nach Volkens wie auch nach den neuesten Untersuchungen von Simon Feuchtigkeit und Beleuchtung in den als gleichmäßig geltenden Tropengebieten Schwankungen unterworfen sind. Zweitens wissen wir aber von der Beschaffenheit des wichtigen Bodenfaktors in den Tropen noch gar nichts! Selbst die eigene Tätigkeit eines großen Baumes kann den Bodenfaktor beeinflussen; dann kommt die Konkurrenz der benachbarten Individuen hinzu. Selbst die Konkurrenz der verschiedenen Zweige ein und desselben Individuums kann zu einer ungleichmäßigen Verteilung der Nährsalze führen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass in den Tropen eine Periodizität im Nährsalzgehalt des Bodens herrscht (Klebs, 1911, S. 52). Die völlige Gleichmäßigkeit der tropischen Lebensbedingungen ist demnach nicht nur unerwiesen, sondern sogar in höchstem Grade unwahrscheinlich. Wenn die verschiedenen Tropenforscher die Schwankungen der äußeren Bedingungen in den Tropen mit den periodischen Erscheinungen der Baumwelt nicht in Einklang zu bringen vermochten, so ist dies abgesehen von der völligen Außerachtlassung des Bodenfaktors darauf zurückzuführen, dass sie die inneren Bedingungen und die korrelative Verkettung der

Wirkungen unberücksichtigt ließen. Diese Frage werden wir übrigens im Schlusskapitel dieser Arbeit ausführlich erörtern, wie auch die Frage, ob auch bei konstanten äußeren Bedingungen Veränderungen der inneren Bedingungen entstehen können, welche schließlich periodische Erscheinungen herbeizuführen vermögen.

## V. Die Periodizität der Johannistriebbildung.

Wir haben schon in einem früheren Kapitel gesehen, dass einige unserer Holzgewächse, welche schon im Mai oder Juni ihre Knospen zu schließen pflegen, noch innerhalb derselben Vegetationsperiode einen Teil dieser Ruheknospen öffnen und somit einen zweiten Trieb bilden. Dieser zweite Trieb kommt regelmäßig bei den Eichen und der Buche vor und ist für diese Arten charakteristisch; er wird als Johannistrieb bezeichnet. Späth, der unlängst eine umfassende Arbeit über den Johannistrieb veröffentlicht hat (1912), unterscheidet mehrere Kategorien derartiger zweiter Triebe und sieht nur im zweiten Trieb der Eichen und der Buche den echten Johannistrieb. Es ist hier nicht der Ort, die Frage zu erörtern, ob der Abgrenzung Späth's die ihr von diesem Forscher beigemessene physiologische Bedeutung tatsächlich zukommt. Uns interessiert hier nur die Frage, ob die Behauptung Späth's zutrifft, dass die periodische Bildung der „echten Johannistriebe" der Eichen und der Buche von äußeren Bedingungen unabhängig und somit auf „innere Ursachen" zurückzuführen ist.

Späth hat in seinem Werk zahlreiche und wertvolle Beobachtungen und Versuche über die Johannistriebbildung niedergelegt, doch sind seine Schlussfolgerungen über die Ursachen dieser zweiten Triebbildung — wie ich an anderer Stelle (Lakon, 1913, S. 41—44) sogleich nach Erscheinen seines Werkes gezeigt habe — irrig. Unter Hinweis auf meine früheren ausführlicheren Erörterungen will ich mich hier nur darauf beschränken, die wichtigsten von Späth festgestellten Tatsachen zu erwähnen.

So wissen wir zunächst, dass nicht alle Terminalknospen der Eichen oder der Buche zu einem Johannistrieb austreiben, sondern nur ein von Fall zu Fall verschiedener Teil davon und zwar (nach Späth, S. 10—11) im Durchschnitt bei der Eiche ungefähr ein Fünftel, bei der Buche weit weniger. Mit fortschreitendem Alter nimmt die Tendenz zur Johannistriebbildung allmählich ab. Späth (S. 10, Anm. 1) sagt: „Bei ganz jungen 1—3jährigen Eichen bilden häufig sämtliche Frühjahrstriebe ausnahmslos Johannistriebe." Der Einfluss der Ernährung macht sich überall geltend. Bei guter Ernährung wird nicht nur die Johannistriebbildung begünstigt, sondern es entstehen auch wiederholte Johannistriebe (drittes und viertes Treiben). „Fast regelmäßig bilden sich dritte Triebe, wenn

der erste und zweite Trieb durch starkes Zurückschneiden der Mutterpflanze im Frühjahr stark entwickelt war." „Nach einem solchen starken Zurückschneiden braucht die Ruheperiode der Terminalknospe des Johannistriebes 1—2 Wochen nicht zu überschreiten und kann schon Ende Juli aufhören." „Bei normal wachsenden, nicht zurückgeschnittenen Bäumen erfolgt der dritte Trieb erst nach einer Ruheperiode, die fast ebenso lang wie die erste — also etwa $1^1/_2$ Monate — währt" (Späth, l. c., S. 19). Späth erwähnt an derselben Stelle, dass eine stark zurückgeschnittene 5jährige *Quercus pedunculata argenteo-marginata* von ihren 70 Terminalknospen 47 zu Johannistrieben öffnete und dass von diesen wiederum 20 schon am 22. Juli zur Bildung eines dritten Triebes (zweiten Johannistriebes) übergingen. Aber selbst die zwischen dem ersten und dem Johannistrieb eingeschaltete, für diesen letzteren charakteristische Ruheperiode wird nach den Beobachtungen von Späth (l. c., S. 55—57) bei kräftigen, stark zurückgeschnittenen Eichen oder Stockausschlägen aufgehoben.

Außer diesen Beobachtungen hat Späth auch spezielle Versuche zur Klärung des Verhältnisses des Johannistriebes zur Außenwelt angestellt. Diese Versuche haben zunächst gezeigt, dass durch verschiedene Mittel, wie Erniedrigung der Temperatur, starke Bodentrockenheit, schlechte Bodenernährung, Verletzung der Wurzeln oder mangelhafte Pfropfung die Bildung von Johannistrieben unterdrückt werden kann. In gleicher Weise wirkt die Beschattung. Anderseits konnte in vielen Fällen eine willkürliche Förderung der Johannistriebbildung erzielt werden, welche in der Hauptsache in einer Abkürzung der zwischen dem ersten und dem Johannistrieb eingeschalteten Ruheperiode bestand. So wurde z. B. durch Erhöhung der Temperatur, gute Ernährung und Schnitt die Ruheperiode der Eiche durchschnittlich auf 23, im günstigsten Falle sogar auf 16 Tage (anstatt $1^1/_2$ Monate) reduziert. Die Mehrzahl dieser Pflanzen bildete zudem einen zweiten Johannistrieb. Noch größer war die Wirkung der Dunkelkultur; hier gelang es, „die sonst zwischen ersten und Johannistrieb eingeschaltete Ruheperiode völlig zu überspringen, so dass man hier wirklich von einem kontinuierlichen Längenwachstum sprechen kann" (Späth, l. c., S. 60).

Trotz dieser Ergebnisse kommt Späth zu dem Schluss, dass die Johannistriebbildung von äußeren Faktoren unabhängig ist. Die erzielten Erfolge werden als „anormale" Zustände und somit als belanglos bezeichnet! Man muss sich tatsächlich fragen, wozu Späth eigentlich Versuche angestellt hat. Die Auffassung Späth's hat neuerdings auch Klebs (1914, S. 75—76) zurückgewiesen; er wendet sich besonders gegen den Grundsatz, von welchem Späth

ausgeht, dass nämlich ein Entwicklungsprozess, der regelmäßig in der Natur auftritt, „normal" und somit von äußeren Bedingungen unabhängig ist.

Nachdem wir heute wissen, dass sowohl die Eichen wie die Buche das Vermögen zu ununterbrochenem Wachstum besitzen und dass die Entscheidung über Wachstum und Ruhe den äußeren Bedingungen zufällt, erscheint uns die Johannistriebbildung keinesfalls unverständlich. Es liegt die Aufgabe offen, die maßgebende Konstellation der äußeren Bedingungen und die Verkettung der Vorgänge festzustellen, welche um Johanni die zweite Triebbildung veranlassen. Für die Buche kann es — wie Klebs (1914, S. 77) hervorhebt — kein Zufall sein, dass die Johannistriebbildung zur Zeit der höchsten Lichtmenge erfolgt. Für die Eichen — bei welchen das Licht keine unmittelbar entscheidende Rolle spielt —, werden wohl andere Faktoren maßgebend sein. Klebs (1914, S. 96) spricht die Vermutung aus, dass „bei Beginn des Hochsommers die Blätter nicht mehr so intensiv assimilieren und daher den Nährsalzstrom nicht mehr so stark an sich ziehen, so dass dieser wenigstens einem Teil der Terminalknospen eine genügende Menge zuführt, um sie zu neuem Wachstum anzutreiben." Wir werden später sehen, dass für das Wachstum ein gewisses Konzentrationsverhältnis zwischen Nährsalzen und Assimilaten, und zwar ein relatives Überwiegen der ersteren über die letzteren maßgebend ist. Wir müssen demnach annehmen, dass die Johannistriebbildung nur dann eintritt, wenn auf irgendeine Weise das besagte Verhältnis hergestellt worden ist. Dafür sprechen die eben angeführten Beobachtungen über die Johannistriebbildung, wie z. B. der Umstand, dass ganz junge oder beschnittene Individuen mehr zur Johannistriebbildung neigen als ältere, mit einer umfangreichen Krone versehene Eichen. In den Versuchen von Späth konnte das Überwiegen der Nährsalze über die Kohlensäureassimilate sowohl durch Erhöhung der Nährsalzzufuhr (gute Düngung), wie auch durch Erniedrigung der Assimilation (im Dunkeln) herbeigeführt werden. In diesem Sinne fielen auch einige orientierende Versuche aus, die ich in diesem Sommer mit einjährigen Eichen ausführte. Diese Versuche können zwar nicht als abgeschlossen betrachtet werden, sie bieten aber jetzt schon gewisses Interesse. Ich kultivierte diese Eichen derart, dass sie bis zur völligen Blattentfaltung im Licht belassen wurden, um dann ins Dunkle überführt zu werden. Es fand dann vielfach kein vollständiger Schluss der Knospen statt, sondern die Terminalknospe bildete einen „Johannistrieb". Die Pflanzen wurden dann zur völligen Entfaltung der neuen Blätter wieder ans Licht geführt, u. s. f. Die Überanhäufung der Produkte der Assimilation wurde auf diese Weise vermieden, während die Pflanzen durch die zeitweilige Belichtung zur normalen Entwicklung

gelangten. Die Versuche werden unter Anwendung verbesserter Versuchsbedingungen wiederholt.

Aus dem Gesagten geht jedenfalls deutlich hervor, dass die Periodizität der Johannistriebbildung nicht den geringsten Anlass zu der Annahme innerer Gründe bietet.

## VI. Über einige Abweichungen im Laubausbruch und Laubfall der Holzgewächse.

In einem früheren Kapitel haben wir gesehen, dass das Verhalten der Holzgewächse in den Tropen ein viel mannigfaltigeres ist als bei uns in der temperierten Zone und zwar dermaßen, dass bei jenen ein einheitliches Bild des normalen Verhaltens kaum entworfen werden kann. Wir haben nämlich gesehen, dass in den Tropen nicht nur die verschiedenen Individuen ein und derselben Art, sondern selbst die einzelnen Zweige ein und desselben Individuums zur gleichen Zeit in verschiedenen Phasen der Entwicklung angetroffen werden können. In unseren Klimaten dagegen sind die Erscheinungen der Periodizität im allgemeinen sehr gleichmäßig. Hier ist die Wirkung des ausgesprochen periodischen Klimas derart vorherrschend, dass kleine lokale Schwankungen der äußeren Faktoren und individuelle Ausgestaltungen der inneren Bedingungen kaum zum Ausdruck kommen können. Es kommen indessen auch bei uns einige Abweichungen im periodischen Verhalten der Holzgewächse vor, welche sich mit analogen Erscheinungen in den Tropen vergleichen lassen und welche für die Frage der Periodizität von Bedeutung sind. Im folgenden will ich einige derartige Abweichungen behandeln.

Die Zeit des Laubausbruchs und Laubfalls ist bekanntlich je nach dem Standort und dem Jahrgang Schwankungen unterworfen. Diese Schwankungen, welche offenkundig mit der Außenwelt zusammenhängen, sollen selbstverständlich hier nicht näher berücksichtigt werden. Ebensowenig bedürfen näherer Erörterung diejenigen Fälle, welche zwar die Bäume ein und desselben Waldbestandes oder die Zweige ein und desselben Baumes betreffen, aber bekanntermaßen auf äußeren Einflüssen beruhen, wie z. B. die Unterschiede zwischen den am Waldrand und den mitten im Waldbestand stehenden Bäumen, zwischen den Bewohnern des Nord- und des Südrandes, zwischen den untersten stark beschatteten und den obersten stark besonnten Zweigen u. dgl. m.

Vergleichen wir die einzelnen gleichaltrigen und unter dem Einfluss der gleichen äußeren Bedingungen aufgewachsenen Bäume eines Waldbestandes im Frühjahr zur Zeit der Neubelaubung oder im Herbst zur Zeit des Blattfalls miteinander, so sehen wir, dass sie im allgemeinen ziemlich auffällige Verschiedenheiten aufweisen;

einige Individuen ruhen z. B. zu einer Zeit, wo andere schon in vollem Treiben sind. Die extremen Fälle früher und später Belaubung können nicht selten mehrere Wochen voneinander abweichen. Ähnliche, wenn auch meist nicht dermaßen ausgeprägte Verschiedenheiten zeigen auch die Zweige ein und desselben Baumes. Hier suchen wir vergebens nach einem äußeren Zusammenhang dieser Verhältnisse mit der Außenwelt. Aus diesem Grunde werden sie allgemein auf „individuelle Veranlagung" zurückgeführt und man spricht von einer Individualisierung der einzelnen Zweige. Sehen wir zunächst zu, ob diese Annahme tatsächlich unumgänglich ist und ob die uns gleichmäßig erscheinenden äußeren Bedingungen überall in gleichem Maße zur Geltung kommen. Erstens fällt uns auf, dass die verschiedenen Individuen eines Waldbestandes keinesfalls in gleichem Maße kräftig gewachsen sind. Die Ursachen dieser Ungleichmäßigkeit im Wuchs können verschiedenartig sein. Zunächst können wir — unter vorläufiger Außerachtlassung der erblichen Variationen und Mutationen — an Verschiedenheiten in der Ausbildung des Samens selbst und zwar des Embryos und des Nährgewebes denken, dann aber fällt die Art der Bewurzelung der Pflanze entscheidend ins Gewicht. Nicht nur die oberflächliche oder tiefe Lage des Samens bei der Aussaat oder der Grad der Beschädigung der Wurzeln bei der Verschulung, wie sie bei der Forstkultur geübt wird, ist für die Ausbildung des Wurzelsystems von Bedeutung, sondern selbst die engere lokale Bodenbeschaffenheit. Fällt diese engere lokale Bodenbeschaffenheit für den erwachsenen Baum selbst weniger ins Gewicht, so ist sie für die Entwicklung des Wurzelsystems des heranwachsenden Individuums von größter Bedeutung. Ein Baum aber, der in seiner Jugend in der Lage war, ein kräftiges Wurzelsystem zu entwickeln, muss — wie ich schon früher angedeutet habe (Lakon. 1904 a, S. 166—167) — zeitlebens einer bevorzugten Wasser- und Nährsalzversorgung sicher sein. Derartige Individuen sind von Anfang an im Kampfe um die Bodenernährung von allen ihren Genossen am meisten begünstigt. So können wir — selbst wenn wir von den in der Natur vorkommenden Erkrankungen, Wildbiss u. dgl. absehen — verstehen, wie die einzelnen nebeneinander stehenden Individuen ungleich kräftig entwickelt sein können. Die besser entwickelten Individuen sind aber auch bei der Ausnützung der anderen Lebensbedingungen im Vorteil, indem sie Raum und Licht mehr für sich in Anspruch nehmen und die anderen Mitbewerber benachteiligen und unterdrücken. Aber selbst wo dies letztere nicht eintritt, können schon durch den Unterschied in der Nährsalzversorgung allein Abweichungen im periodischen Verhalten zustande kommen.

Eine Ungleichmäßigkeit in der Nährsalzversorgung kann auch bei den Zweigen ein und desselben Baumes entstehen. Mit der

Vergrößerung des oberirdischen Baumkörpers werden immer größere Ansprüche an die Wasser- und Nährsalzversorgung gestellt, es entsteht zwischen den einzelnen Zweigen ein Konkurrenzkampf, bei dem diejenigen Vorteile erringen können, welche eine bevorzugte Lage nächst den Wurzeln, am Stamm oder an den kräftigsten Ästen innehaben. Die Abweichungen im periodischen Verhalten können also auch hier mit Verschiedenheiten in der Nährsalzversorgung Hand in Hand gehen. Es ist Aufgabe der Zukunft, diese Verhältnisse aufzuklären. Die Wirkung der ungleichmäßigen Nährsalzversorgung kommt bei Stockloden deutlich zum Ausdruck; letztere sind nicht nur mit größeren und kräftigeren Blättern ausgestattet, sondern zeigen auch deutliche Abweichungen im periodischen Verhalten, wie wir weiter unten noch sehen werden.

Größere Unterschiede als unter gleichaltrigen Individuen treten unter Bäumen verschiedenen Alters auf. Wie in den Tropen, so ist auch bei uns die Periodizität an älteren, größeren Bäumen am schärfsten ausgeprägt, was eine Folge der mit fortschreitendem Alter immer schwieriger sich gestaltenden Nährsalzversorgung darstellt. Einige auffallende Beispiele werden wir weiter unten noch kennen lernen.

Abgesehen von den typischen, in ihrer Wasserversorgung besonders stark begünstigten Stockloden, zeigen meist die Zweige der Krone ein und desselben Baumes nur kleine Unterschiede im periodischen Verhalten, welche zudem durch allmähliche Übergänge lückenlos miteinander verbunden sind, so dass uns der Baum im allgemeinen einen harmonischen Anblick bietet. Um so größeres Interesse beansprucht daher ein extremer Fall, den ich in den letzten 2 Jahren zu beobachten Gelegenheit hatte und den ich hier kurz mitteilen möchte.

Einer der zahlreichen Rosskastanienbäume (*Aesculus hippocastanum* L.) des Stuttgarter Schlossplatzes weist einen ungefähr 2 m langen, im Durchmesser ca. 25 mm dicken Zweig auf, der im Frühjahr seine Knospen etwa 10—14 Tage früher öffnet als alle übrigen Zweige desselben Baumes. Die Rosskastanien des Stuttgarter Schlossplatzes sind ältere Bäume und zeigen unter sich größere Verschiedenheiten im Laubausbruch. Es sind dabei sämtliche allmähliche Übergänge vom frühesten bis zum spätesten Laubausbruch vertreten. Der fragliche Baum nimmt eine mittlere Stelle ein. Auch bei den anderen Bäumen stimmen die einzelnen Zweige keinesfalls vollständig miteinander überein, doch sind bei ihnen stets sämtliche allmähliche Übergänge vorhanden, die sich in die Harmonie des Ganzen fügen. Ganz anders dagegen bei dem einen fraglichen Baum! Der eine Zweig hebt sich hier mangels solcher vermittelnder Übergänge dermaßen vom übrigen Baum ab,

dass er als Merkwürdigkeit auch dem Laien auffällt[12]). Die Erscheinung wäre indessen für das Problem der Periodizität minder wichtig, wenn sie nicht alljährlich wiederkehrte. Ich konnte nämlich die volle Übereinstimmung der Jahrgänge 1914 und 1915 feststellen. Der Vorsprung war in beiden Jahren in gleichem Maße deutlich und betrug ca. 10—14 Tage; er betraf nicht nur den Blattausbruch, sondern auch die Blütezeit. Hier liegt eine ausgesprochene, sonst wohl selten vorkommende Abweichung vor, für deren Erklärung wir auf Vermutungen angewiesen sind. Wir kennen die Geschichte des Individuums nicht näher und ebensowenig kennen wir die näheren Umstände der Entwicklung des abweichenden Zweiges. Äußerlich können wir nichts mehr erkennen, was als sicherer Anhaltspunkt für die Beurteilung seines Verhaltens dienen könnte. Auffallend für den fraglichen Zweig ist es nur, dass er vom ganzen Baum der einzige blütentragende Zweig ist, der im Schatten der Krone steht. Auch ist der Ast, aus dem er entspringt, an seinem oberen Teil schadhaft. Es ist wohl möglich, dass hier ein ursächlicher Zusammenhang existiert, den wir nicht mehr nachweisen können. Nur das Experiment kann darüber entscheiden, ob Eingriffe, welche vornehmlich das Verhältnis der Nährsalzversorgung einzelner Zweige zu ihrer Produktion organischer Substanz beeinflussen, Abweichungen im periodischen Verhalten zur Folge haben können. Es wäre eine sehr dankbare Aufgabe, solche abweichende Zweige künstlich zu erzielen.

Wenngleich die Entstehung derartiger Abweichungen durch den Einfluss äußerer Faktoren zweifellos denkbar ist, so ist es anderseits theoretisch möglich, dass in solchen Fällen Knospenmutationen vorliegen. Es ist meine Absicht nicht, hier das Problem der Knospenmutation zu behandeln; ich möchte nur die Frage erörtern, welche Bedeutung derartigen Mutationen für das Problem der Periodizität beizumessen ist. Liegt in unserem Falle eine Mutation vor, so müssen wir den abweichenden Charakter des Zweiges als eine Folge der abweichenden spezifischen Struktur auffassen. In Übereinstimmung mit unserer Anschauung über das Wesen der Periodizität, verstehe ich diese Abweichung der spezifischen Struktur als eine Veränderung oder Verschiebung im Verhältnis der spezifischen Struktur zur Außenwelt. Wie die verschiedenen Arten ein verschiedenes Verhältnis zur Außenwelt besitzen, so dass sie auf dieselben äußeren Bedingungen verschieden reagieren, so muss auch bei einer etwaigen Knospenmutation ein verändertes Verhältnis zur Außenwelt entstehen, so dass sich die Daten in der jährlichen Entwicklung des Mutanten keinesfalls

12) Im Frühjahr 1914 machte das „Stuttgarter Neue Tagblatt" seine Leser auf diese Merkwürdigkeit aufmerksam.

mit jenen der normalen Zweige decken. Von diesem Standpunkt aus betrachtet sind also sämtliche derartige Abweichungen von dem für die Art charakteristischen Verlauf auch für den Fall, dass sie sich als Mutationen erweisen würden, verständlich, und stehen mit der von uns vertretenen Auffassung von der Abhängigkeit der Periodizität von der Außenwelt in vollem Einklang. Der experimentelle Beweis, dass die besprochenen Abweichungen Mutationen sind, wäre dann erbracht, wenn man bei den Nachkommen dieser Zweige die Vererbung der neuen Eigenschaft feststellen könnte. Bei unserem Kastanienbaum ist man bei der Unmöglichkeit der Stecklingskultur auf die Samen angewiesen. Falls der fragliche Kastanienzweig reife Samen hervorbringen wird, hoffe ich auch in dieser Richtung meine Beobachtungen fortsetzen zu können [12a]). Ich möchte schließlich darauf hinweisen, dass unser Fall von der physiologischen Abweichung des Kastanienzweiges dem von Klebs (1903, S. 157—158) erwähnten Falle der morphologischen Abweichung an einer Weißbuche (*Carpinus betulus* L.) des botanischen Gartens in Halle (ein Zweig mit geschlitzten Blättern) an die Seite zu stellen ist.

Abweichungen von normalem periodischem Verhalten kommen ferner bei Erkrankungen vor. Alle diejenigen Erkrankungen, welche einen vorzeitigen Blattverlust zur unmittelbaren Folge haben, verursachen ein Austreiben zur ungewohnten Jahreszeit, am Ende der Vegetationsperiode. Wir haben schon früher auf die Folgen des Hitzelaubfalls bei der Rosskastanie und anderen Bäumen hingewiesen. Die gleiche Wirkung hat bekanntlich auch starker Raupenfraß. Das veränderte Verhalten der Ruheknospen ist in diesen Fällen eine Folge des Blattverlustes, denn wir wissen, dass auch die künstliche Entblätterung dieselbe Wirkung hat. Die unmittelbare Folge der Entblätterung ist — wie wir im Schlusskapitel dieser Arbeit noch sehen werden — im wesentlichen in der Ablenkung des Wasserstromes zu suchen. Diese Abweichungen sprechen somit deutlich für die Abhängigkeit der Periodizität von der Außenwelt.

Interessante Fälle von Abweichungen einzelner Zweige von normalem periodischem Verhalten bilden die Hexenbesen. Dieselben zeigen allgemein einen frühzeitigen Laubfall, welcher als eine unmittelbare Folge der Entwicklung des parasitischen Pilzes ohne weiteres verständlich ist. Besonders auffallend macht sich der frühe Blattfall bei den Weißtannenhexenbesen bemerkbar, welche im Winter kahl sind und sich somit vom übrigen benadelten

12a) Anmerkung bei der Korrektur: Der fragliche Zweig hat leider keine einzige Frucht angesetzt. — Im Herbst ging er frühzeitig in den Winterzustand über; das Vergilben und Abfallen der Blätter hatte in Vergleich zu den übrigen Zweigen des Baumes einen Vorsprung von ca. 14 Tagen.

Baum deutlich abheben[13]). Bemerkenswert ist ferner die Tatsache, dass die Hexenbesen gar nicht oder nur äußerst dürftig blühen. So entwickeln die Hexenbesen der Kirsche im Frühjahr nur Blätter und zwar zu einer Zeit, wo die normalen Zweige blühen[14]). Die Blätter der Erlenhexenbesen entfalten sich dagegen später als die der normalen Zweige[15]). Nach Schellenberg (1915, S. 121) treiben die Knospen der Hexenbesen der Weißtanne, der Kirsche und der Birke im Frühjahr etwas vor den Knospen der normalen Zweige aus. Nach diesem Autor soll die Winterruhe der Hexenbesen dieser drei Baumarten überhaupt wenig tiefgreifend sein; ein Vergleich zwischen geschnittenen, ins Wasser gestellten Hexenbesen und normalen Zweigen im Warmhaus ergab, dass die Hexenbesen viel früher austreiben als gesunde Zweige. Schellenberg berührt zwar kurz die Verhältnisse der in den Hexenbesenknospen abgelagerten Reservestoffe, die Atmungstätigkeit und Transpiration, gelangt aber zu keinen entscheidenden Resultaten. Er zieht den hypothetischen Schluss (l. c., S. 126), dass, „wenn wir annehmen, dass bei unseren Bäumen die Winterruhe eine vererbte Eigenschaft wenigstens bis zu einem gewissen Grade ist, so muss aus den Experimenten geschlossen werden, dass der Krankheitszustand des Hexenbesens diese erbliche Eigenschaft der autogenen Ruhe aufhebt". Mit dieser Hypothese ist indessen nichts gewonnen, ebenso wie mit dem von Schellenberg beliebten Verfahren, alle Änderungen im periodischen Verhalten als Krankheitserscheinungen zu bezeichnen[16]). Wir gewinnen dadurch nicht einmal die Richtlinien zur Anstellung weiterer Untersuchungen.

13) Vgl. v. Tübeuf, Pflanzenkrankheiten. 1895, S. 105.

14) Vgl. v. Tübeuf, l. c, S. 106. — W. Smith, Untersuchung der Morphologie und Anatomie der durch Exoasceen verursachten Spross- und Blattdeformationen (Forstl. naturw. Zeitschr., III. Jahrg., 1894), S. 436.

15) Vgl. v. Tübeuf, l. c., S. 178 und Smith, l. c., S. 440.

16) Schellenberg geht von der Annahme aus, dass alle Entwicklungen, die man nach Anwendung von Frühtreibemitteln erhält, als Krankheitszustände aufzufassen sind, und schließt daraus, dass sonstwie erkrankte Organe in bezug auf ihre Periodizität ein anderes Verhalten zeigen müssen als gesunde Zweige. Es ist gewiss richtig, dass durch Erkrankungen die periodischen Erscheinungen Veränderungen oder Verschiebungen erfahren können; denn durch Erkrankungen werden vielfach die inneren Bedingungen beeinflusst, welche nach der von uns befolgten Anschauung Klebs' sozusagen zwischen äußeren Bedingungen und der spezifischen Struktur vermitteln. Die Annahme aber, dass jede Einwirkung, welche die Periodizität beeinflusst, Krankheitszustände hervorruft, ist entschieden irrig. Mit welchem Recht kann man z. B. behaupten, dass eine Pflanze, welche infolge guter Ernährung ihre Periodizität aufgegeben hat und rüstig fortwächst, krank ist? Wollte man überhaupt in dem abweichenden Verhalten Krankheitszustände sehen, so müsste man eher das übliche Verhalten der Pflanze, was infolge ungenügender, zu der Produktion von organischer Substanz in Missverhältnis stehender Nährsalzversorgung eintritt, als das krankhafte bezeichnen. Richtiger ist es aber, wenn man sich von jeglichen Krankheitsgespenstern fernhält und beide Zustände als gesund bezeichnet.

Ich will meinerseits einmal versuchen, die ganze Frage des periodischen Verhaltens der Hexenbesen zu präzisieren. Die Knospen der Hexenbesen unterscheiden sich von den normalen nicht durch Verschiedenheiten in der spezifischen Struktur, sondern durch Verschiedenheiten in den inneren Bedingungen, welche durch das Hinzukommen des neuen äußeren Faktors, nämlich des schmarotzenden Pilzes veranlasst worden sind. Hier hat also der Versuch einzusetzen, um diese Veränderungen der inneren Bedingungen festzustellen. Hierbei haben wir auf diejenigen Verhältnisse das Hauptaugenmerk zu richten, welche auf Grund unserer bisherigen Erfahrungen für das Zustandekommen einer festen Ruhe von Bedeutung sind. Die Festigkeit der Ruhe nimmt — wie wir später noch sehen werden (S. 466) — um so mehr zu, je größer die infolge der Anhäufung von Reservestoffen zustandekommende Inaktivierung der Fermente ist (Klebs, 1911, S. 47; Lakon, 1913, S. 46). Ist bei den Hexenbesen die Winterruhe tatsächlich weniger tiefgreifend als bei den normalen Zweigen, so muss bei denselben die Inaktivierung der Fermente eine entsprechend schwächere sein. Hierzu sind folgende Möglichkeiten vorhanden: 1. Eine Überanhäufung von Reservestoffen findet bei den Hexenbesenknospen nicht statt. Dies ist insofern denkbar, als die Hexenbesen eine nur beschränkte eigene Assimilation aufweisen und auf die Zufuhr aus den anderen Zweigen angewiesen sind. Dafür spricht der Umstand, dass die Hexenbesen überhaupt nicht blühbar werden, was nach unseren heutigen Kenntnissen darauf hindeutet, dass bei ihnen ein relatives Überwiegen der Kohlehydrate über die Nährsalze nicht eintritt. Die Angaben Schellenberg's sprechen allerdings gegen diese Annahme. Er behauptet, dass bei den Hexenbesen eine „auffallend starke Füllung des Knospengrundes und zum Teil der Knospenblätter mit Reservestoffen aller Art" vorhanden sei (l. c., S. 124). 2. Die in den Knospen vorhandenen Reservestoffe werden zu einem beträchtlichen Teil im Laufe des Winters durch die Tätigkeit des Pilzes verbraucht. Dafür spricht die Angabe Schellenberg's (l. c.), nach welcher die Hexenbesen während des Winters eine gesteigerte Atmung aufweisen, welche „auch einen gesteigerten Verbrauch der Kohlehydrate zur Folge haben muss". 3. Die Nährsalzversorgung der Hexenbesen ist eine bessere als die der normalen Zweige, wodurch ein Überwiegen der Kohlehydrate ausbleibt. Schellenberg gibt an (l. c.), dass bei den Hexenbesenknospen eine gesteigerte Transpiration festzustellen ist. Trifft dies allgemein zu, so ist die Möglichkeit einer besseren Nährsalzversorgung gegeben. 4. Der Pilz

Die Pflanze kann ebensowohl ruhen wie wachsen und beide Zustände sind physiologisch; welcher Zustand jeweils verwirklicht wird, darüber entscheidet die Außenwelt.

geht, sobald für ihn günstige Wachstumstemperatur eingetreten ist, in lebhaftes Wachstum über, wobei Fermente ausgeschieden werden, welche die Auflösung der Reservestoffe veranlassen.

Mit den oben angegebenen sind gewiss nicht einmal alle Möglichkeiten erschöpft; die weitere spezielle Untersuchung der Frage wird auf die weiteren Möglichkeiten hinweisen. Die Entscheidung, welche von diesen zutrifft, muss der Versuch liefern. Mir kam es hier nur darauf an, nachzuweisen, dass auch diese Periodizitätsfrage in der konsequenten Erkenntnis von der Abhängigkeit der periodischen Erscheinungen von der Außenwelt in für den Versuch greifbare Nähe gerückt werden kann. Was ist im Gegenteil gewonnen, wenn wir den Schluss ziehen, dass die erbliche Eigenschaft durch den Krankheitszustand aufgehoben wird?

Schließlich sind diejenigen Abweichungen im herbstlichen Laubfall einiger unserer Holzgewächse zu erwähnen, welche mit dem Ausbleiben eines physiologischen Abstoßens, mit dem Hängenbleiben der abgestorbenen Blätter im Herbst und Winter zum Ausdruck gelangen. Diese Erscheinungen habe ich an anderer Stelle zum Gegenstand einer speziellen Behandlung gemacht (Lakon, 1914; vgl. ferner Lakon, 1915, S. 93–96): sie verdienen hier eine nähere Berücksichtigung.

Das Hängenbleiben des vertrockneten Laubes im Winter ist am meisten bei der Rotbuche (*Fagus silvatica* L.) und bei den einheimischen Eichenarten (*Quercus pedunculata* Ehrh. und *Q. sessiliflora* Sm.) anzutreffen. Wie ich an der oben zitierten Stelle (1914a) dargelegt habe, tritt die Erscheinung im vollen Umfange nur bei jungen oder stark beschnittenen Individuen (z. B. Hecken) auf, während bei älteren Bäumen nur die unteren, direkt aus dem Stamme oder aus dicken Ästen entspringenden Zweige oder Stockausschläge davon betroffen werden. Das gleiche gilt ferner für die Weißbuche (*Carpinus betulus* L.); Weißbuchen-Hecken sind in dieser Hinsicht neben sehr jungen Bäumchen sehr charakteristisch (vgl. Lakon, 1915, S. 94—95). An anderen Baumarten kommt die Erscheinung nur ausnahmsweise an Stockausschlägen vor. Besonders instruktiv konnte ich sie bei einer Lindenart (*Tilia mandschurica* Rupr. et Maxim.; vgl. Lakon, 1914a, S. 162) beobachten. In dem Hängenbleiben des Laubes infolge des Ausbleibens des physiologischen Abstoßens ist zweifellos die Tendenz zu überwintern zu erblicken. Die Blätter bleiben hängen, weil sie die für den Prozess der Ablösung notwendige Reife und die damit verbundene Bildung der Trennungsschicht im Herbst noch nicht erlangt haben. Sie werden daher im Herbst in einem früheren Entwicklungsstadium von plötzlich einsetzenden, widrigen Witterungsverhältnissen (z. B. Frost) überrascht und getötet. Es entsteht nun die Frage, aus

welchen Ursachen die erwähnten Bäume eine Tendenz zu überwintern entfalten. In einer kurz vor meiner oben erwähnten Veröffentlichung erschienenen Arbeit sucht W. Magnus (1913) die Erscheinung als eine innere, erbliche Eigenschaft, als einen „physiologischen Atavismus" zu erklären. Um die Unterschiede, welche in bezug auf das Hängenbleiben der Blätter die verschiedenen Individuen derselben Baumart, ja die Zweige ein und desselben Baumes aufweisen, zu erklären, nimmt Magnus an, dass der immergrüne Charakter bezw. die neuerworbene Periodizität bei den einzelnen Individuen oder auch Zweigen in verschiedenem Grade ausgeprägt sei: „Die Periodizität sei vom Stamm abgerückt und auf die Zweige übergegangen." Diese Annahme eines physiologischen Atavismus scheint mir, wie ich schon früher dargelegt habe (Lakon, 1914, S. 167ff. und 1915, S. 93—95), durchaus unhaltbar. Denn wie könnte man sich denken, dass eine erbliche Eigenschaft, die ihren Sitz doch in den Zellen des Vegetationspunktes haben muss, mit dem Alter, durch den Schnitt oder durch die Lage am Baum veränderlich ist? Das Individuum soll die neue Eigenschaft der Periodizität mit fortschreitendem Alter allmählich erwerben, anderseits aber durch starkes Zurückschneiden derselben verlustig gehen! Gerade diese Tatsachen deuten darauf hin, dass die Erscheinung — wie die Periodizität überhaupt — von der Außenwelt abhängig ist. Eine derartige Tendenz zur Verlängerung des Lebens der Blätter junger Individuen oder einzelner Zweige ist schon für die tropischen Bäume bekannt. Sie führt zu einer wirklichen Verlängerung der Lebensdauer, da hier die äußeren Witterungsverhältnisse, die das Absterben herbeiführen können, fehlen. Volkens (1912, S. 108, 109, 125) erwähnt, dass an der Stammbasis oder an dicken Ästen wachsende Sprosse (Wasserreiser) ein kräftigeres Wachstum zeigen und längere Zeit am Leben erhalten bleiben, so dass sie sich von den übrigen kahlen Ästen deutlich abheben. Ähnlich verhalten sich jugendliche Individuen von *Tectona grandis*, welche in Ost-Java im Sommer, also in einer Zeit, wo ältere Bäume kahl stehen, beblättert sind. Derartige Abweichungen wurden auch von Klebs in den Tropen festgestellt. Er teilt mit (Klebs, 1911, S. 50 und 1912, S. 282), dass die aus abgehauenen Baumstümpfen entspringenden kräftigen Sprosse von *Tectona* auch zur Trockenzeit frisch beblättert sind. Er weist ferner auf die schon früher von Wright (1905) gemachte Angabe hin, dass nämlich bei zahlreichen Holzarten der periodische Laubfall in Ceylon erst bei älteren Individuen eintritt. Wir haben also auch bei den tropischen Bäumen genau die gleichen Erscheinungen; die Ursachen müssen ebenfalls derselben Natur sein. Es ist die bessere Wasser- und Nährsalzversorgung, welche bei den jungen Individuen, basalen Sprossen oder zu-

rückgeschnittenen Bäumen die Tendenz zur Verlängerung der Lebensdauer veranlassen; die Blätter bleiben dadurch längere Zeit hindurch jugendlich frisch. Nachdem wir in den früheren Kapiteln gesehen haben, wie groß der Einfluss der Bodenernährung auf die Periodizität ist, erscheint uns dieser Zusammenhang leicht verständlich. Die bessere Ernährung kommt in den erwähnten Fällen auch durch die Üppigkeit und die größeren Dimensionen der Blätter zum Ausdruck. Dafür sprechen auch die Versuche von Dingler (1905, S. 473), bei welchen es ihm gelang, das Leben der unteren Blätter von Langtrieben der Pyramidenpappel durch Wegnahme der oberen Blätter und der austreibenden Knospen über die normale Dauer hinaus zu verlängern. Die Annahme Dingler's (l. c., S. 475) aber — die übrigens schon von Nördlinger[17]) vertreten wird —, dass das frühe Austreiben junger, oberflächlich wurzelnder Bäume auf die Bodenerwärmung zurückzuführen sei, ist zum mindesten für die meisten Fälle (tropische Bäume, zurückgeschnittene Individuen u. a. m.) entschieden unhaltbar[18]).

Wir gelangen somit zu dem Schluss, dass die Erscheinung des Hängenbleibens des Laubes im Winter keinesfalls eine in der spezifischen Struktur der betreffenden Pflanzen liegende, erbliche Notwendigkeit ist, sondern dass sie von den äußeren Bedingungen abhängt. In der spezifischen Struktur der Arten liegt nur die Entscheidung, unter welchen äußeren Bedingungen die Fähigkeit der Blätter, über die übliche Zeit hinaus jugendlich frisch zu bleiben, verwirklicht wird. Die äußeren Bedingungen müssen auch hier zunächst die inneren Bedingungen beeinflussen.

17) Deutsche Forstbotanik. I. Bd. Stuttgart 1874, S. 38.

18) Die Versuche von Dingler (1905) mit geschneidelten Bäumen, aus welchen dieser Autor den Schluss zieht, dass für den Laubfall das physiologische Alter der Bäume maßgebend ist, sind nicht geeignet, die Frage nach den tieferen Ursachen näher zu klären; denn es fehlen die Parallelversuche mit Trieben, welche zwar an geschneidelten Bäumen, jedoch zur gleichen Zeit mit denjenigen normaler Bäume entstanden sind. Es ist zu erwarten, dass die Blätter auch dieser Zweige normalen Alters eine Verlängerung ihrer Lebensdauer aufweisen würden, wie es ja auch, wie schon erwähnt, die zu Hecken verstümmelten Exemplare tun. Dingler hat auch tatsächlich am Schlusse einer späteren Mitteilung (1906, S. 21—22) darauf hingewiesen, dass an geschneidelten Hainbuchen die Blätter überhaupt langlebiger werden. Er sagt: „Sehr interessant ist die Einwirkung des Schneideln und Köpfens der Bäume auf das Verhalten des Laubes im Jahre nach dem Operationsjahr. Es lässt sich nämlich sehr deutlich die Wirkung des relativ vergrößerten Wurzelsystems und der verminderten Augenzahl auf die Größe und bis zu einem gewissen Grade auch auf die Langlebigkeit der Blätter noch im zweiten Jahre beobachten, wie ich schon 1901 für *Populus fastigiata* gefunden hatte. Auch *Carpinus Betulus* verhält sich ähnlich, ebenso die meisten anderen Arten, mit denen experimentiert wurde." Das physiologische Alter der Blätter ist eben nicht unter allen Umständen zeitlich genau bestimmt; es hängt vielmehr von den jeweiligen Lebensbedingungen ab.

Für die Eichen, die Rot- und Weißbuche, und in kleinerem Maßstabe auch für einige andere Baumarten, werden die entscheidenden äußeren Bedingungen teilweise in der Natur verwirklicht, so dass bei diesen Arten die Fähigkeit der Lebensverlängerung zur Entfaltung kommt. Es ist eine Aufgabe der Zukunft, die für das Altern der Blätter maßgebenden äußeren Bedingungen bei den verschiedenen Arten genau festzustellen. Dass es sich hier um verwickelte Wechselwirkungen handelt, zeigt auch die Angabe von Klebs (1914, S. 77), dass bei seinen Versuchen bei kontinuierlicher Beleuchtung und relativ geringer Feuchtigkeit die Blätter der Buche viel schneller alterten als unter natürlichen Bedingungen, so dass mit der unperiodischen Entstehung neuer Blätter auch ein unperiodischer Blattfall der älteren Hand in Hand ging. Der Blattfall wurde aber während der Entstehung der neuen Blätter auch dadurch gefördert, dass die neu entstehenden Blätter den älteren das Wasser fortnahmen. Es kommt also schließlich auch hier der Einfluss der Wasser- und Nährsalzversorgung zur Geltung[19]).

Überblicken wir die in diesem Kapitel behandelten Abweichungen im periodischen Verhalten einiger Baumarten, so kommen wir zu dem Schluss, dass auch diese Erscheinungen mit unserer Auffassung von der Periodizität im vollen Einklang stehen, einer Auffassung, welche auf den in den früheren Kapiteln besprochenen Tatsachen beruht und in einem Schlusskapitel noch näher dargelegt wird.

## VII. Über periodische Erscheinungen überhaupt und ihre prinzipielle Bedeutung für die Existenz einer inneren Periodizität.

Nachdem wir im vorstehenden gesehen haben, dass die intensive Beschäftigung mit einer bestimmten Pflanzenart in den meisten Fällen schließlich doch dazu führt, die Entwicklung derselben mehr oder weniger zu beherrschen, kommen wir immer mehr zu der Überzeugung, dass für die Annahme von „inneren" Ursachen kein Grund vorliegt. Da indessen eine erschöpfende Untersuchung sämtlicher Einzelfälle der jährlichen Periodizität keinesfalls möglich ist, so müssen wir uns die prinzipielle Frage vorlegen, ob die Annahme von inneren Ursachen bei anderen periodischen Erscheinungen unumgänglich ist. Denn ist dies der Fall, so können wir ihre Gültigkeit für einzelne Fälle der jährlichen Periodizität theoretisch nicht ohne weiteres ausschließen.

Eine periodische Erscheinung, welche vor allem unser Interesse beansprucht, ist die tägliche Periodizität des Wachstums.

19) Klebs geht zwar an der zitierten Stelle nicht weiter auf die uns in diesem Abschnitt beschäftigende Frage ein, weist aber ebenfalls den Gedanken eines physiologischen Atavismus zurück.

Während diese Periodizität offenkundig mit dem täglichen Wechsel in der Beleuchtung, der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit zusammenhängt, sind doch auch hier Fälle bekannt, welche einen derartigen direkten Zusammenhang mit äußeren Bedingungen vermissen lassen[20]). Aber auch von diesen Fällen sind einige und zwar diejenigen, welche allgemein auf Nachwirkungen zurückgeführt werden, als Folgen der Einwirkung der Außenwelt verständlich[21]). Der einzige beachtenswerte Fall, der den Anschein einer von der Außenwelt unabhängigen Periodizität hat, ist der von Baranetzky (vgl. Pfeffer, l. c, S. 256) an im Dunkeln ausgetriebenen Rüben (*Brassica rapa*) beobachtete. Doch ist auch dieser Fall keinesfalls geeignet, die Annahme einer inneren Periodizität zu rechtfertigen. Schon der Umstand, dass bei diesen Versuchen Baranetzky's nicht alle Triebe der Rübe die Periodizität zeigten, erweckt starke Bedenken; falls hier die Periodizität eine innere, erbliche, in der spezifischen Struktur begründete und von der Außenwelt unabhängige Erscheinung wäre, so musste sie stets zum Ausdruck kommen. Die Versuche Baranetzky's bedürfen überhaupt der Nachprüfung, denn es fragt sich, ob bei denselben und zwar sowohl vor wie während des Austreibens eine völlige Konstanz der Außenbedingungen, insbesondere der Luftfeuchtigkeit tatsächlich eingehalten wurde. Aber selbst für den Fall, dass die Befunde Baranetzky's einwandfrei sind, müssen wir uns die Frage vorlegen, ob bei dieser Periodizität die Außenwelt unbeteiligt ist. Es ist tatsächlich nicht unmöglich, dass auch dort, wo ein rhythmischer Wechsel der äußeren Bedingungen fehlt, die äußeren Faktoren bei der Herstellung der für den Vorgang nötigen inneren Bedingungen zeitlich vorher oder während des Vorganges selbst durch ihre Intensität wirksam sind. Wir werden später Fälle von Periodizität kennen lernen, welche diese Vermutung begründen. Der Umstand, dass bei den Versuchen Baranetzky's nicht alle Rübentriebe die Periodizität zeigten, macht unsere Vermutung geradezu höchst wahrscheinlich. Die Aufgabe, die Richtigkeit dieser Hypothese zu beweisen, muss zukünftigen Versuchen überlassen werden, welche die Kurven des täglichen Wachstums zwar bei konstanten, aber in verschiedenen Intensitäten kombinierten äußeren Faktoren festzustellen haben.

Wenn wir unsere Kenntnisse über andere periodische Erscheinungen überblicken, so sehen wir, dass der im vorstehenden erörterte, zuerst von Klebs (1913) näher begründete Gesichtspunkt von der Wirkung konstant gehaltener äußerer Faktoren bestimmter

20) Bezüglich ausführlicherer Daten sei auf die Behandlung in Pfeffer, 1904, S. 252 ff. verwiesen.

21) Wir werden später näher erörtern, wie man sich derartige Nachwirkungen vorzustellen hat.

Intensität bisher in keinem Falle berücksichtigt worden ist. Man hat sich dagegen stets darauf beschränkt, lediglich auf die Rhythmik bezw. Konstanz der äußeren Bedingungen das Augenmerk zu richten. Das vorhandene Tatsachenmaterial kommt daher nur für die Entscheidung der Frage in Betracht, ob die Rhythmik der Pflanze mit einer solchen in den äußeren Bedingungen Hand in Hand geht. Diese Forschung ist gewiss sehr wichtig, doch für die Annahme einer inneren Rhythmik, welche sozusagen ein Bedürfnis der Pflanze darstellen soll, selbst im günstigsten Falle nicht entscheidend. Aus diesen Gründen will ich auf weitere rhythmische Vorgänge nicht näher eingehen, zumal unsere Kenntnisse auch bezüglich des bisher verfolgten Zieles nicht als vollständig bezeichnet werden können. Sie sind jedenfalls nicht derart, dass man aus denselben weitere Schlüsse für die jährliche Periodizität ziehen könnte. Ich möchte indessen nicht unterlassen, auf einige periodische Erscheinungen kurz hinzuweisen, welchen vornehmlich eine prinzipielle Bedeutung zukommt und welche in der erwähnten Richtung der näheren Untersuchung harren. Als solche ist zunächst die kürzlich von Karsten (1915) in einer sehr interessanten Arbeit behandelte Tagesperiode des embryonalen Wachstums zu erwähnen. Karsten verfolgte an zu verschiedenen Tageszeiten fixierten Vegetationspunkten höherer Pflanzen die Schwankungen der Zahl der Kernteilungen, um daraus Schlüsse über die Schwankungen der Intensität des embryonalen Wachstums selbst zu ziehen. Er fand, dass, während bei den Wurzelvegetationspunkten die Gleichmäßigkeit der äußeren Bedingungen ein den ganzen Tag hindurch gleichmäßiges embryonales Wachstum zur Folge hat, bei den Sprossvegetationspunkten eine deutliche Tagesperiodizität vorhanden ist. Diese Periodizität ist durch den Einfluss äußerer Faktoren veränderlich, sie wird durch den Wechsel von Tag und Nacht aufrecht erhalten. Allein auch die Vegetationspunkte von Keimlingen, welche bei Lichtabschluss aufgewachsen waren, wiesen eine ausgesprochene Periodizität auf. Karsten kommt daher zu dem Schluss, dass hier eine Vererbung der täglichen Periode des embryonalen Wachstums vorliegt. Nach unserer Auffassung bildet auch dieser Fall keinen zwingenden Grund zu der Annahme einer inneren, notwendigen Periodizität. Es liegt auch hier die Frage offen vor, ob diese Periodizität durch den Intensitätsgrad bestimmter äußerer Faktoren bedingt wird; es ist noch zu untersuchen, ob nicht bei einer bestimmten Konstellation der äußeren Bedingungen das embryonale Wachstum den ganzen Tag gleichmäßig verläuft.

Sehr beachtenswert sind ferner die Schlafbewegungen der Blätter und Blüten[22]). Auf Grund seiner neuen ausgedehnten

22) Zur Orientierung über den heutigen Stand unserer Kenntnisse sei auf die neue Darstellung von Kniep (1913) verwiesen.

Untersuchungen kommt Pfeffer (1907) zu dem Schluss, dass die Schlafbewegungen der Blätter von der Außenwelt abhängig sind. Allein bei späteren Versuchen konnte Pfeffer (1911) feststellen, dass das sonst übliche Ausklingen der tagesperiodischen Schwingungen der Primärblätter von *Phaseolus* im Dauerlicht durch lokale Verdunklung des Blattgelenkes verhindert werden kann. Pfeffer lässt daher seine früheren Bedenken gegen die Annahme einer Autonomie von tagesperiodischen Schlafbewegungen fallen. Anderseits konnte Stoppel (1912) feststellen, dass bei völligem Lichtabschluss in konstanter Temperatur erzogene Primärblätter von *Phaseolus* normale tagesperiodische Schwingungen ausführen. Wenn wir die Richtigkeit dieser Versuche außer Zweifel stellen (mir scheint die Konstanz der äußeren Bedingungen bei den Versuchen von Stoppel nicht völlig sicher, ich vermisse z. B. jegliche Angabe über eine Berücksichtigung der Luftfeuchtigkeit), gelangen wir zu dem Schluss, dass die Bewegungen auch ohne gleichsinnige Veränderungen der Außenwelt möglich sind. Selbst wenn man diese Bewegungen mit dem Namen „autonom" bezeichnen will, so bleibt auch dann die Frage offen, ob sie selbsttätig, ohne Mitwirkung der Außenwelt zustande kommen. Zur Beantwortung dieser Frage musste nach unserer Auffassung das Verhalten der Blätter bei den verschiedenen Konstellationen konstant gehaltener äußerer Faktoren geprüft werden. Aber gerade der oben erwähnte Versuch Pfeffer's mit der partiellen Verdunklung ist ein Beweis für die Richtigkeit unserer Auffassung; die tagesrhythmische Bewegung wird bei Dauerlicht nur dann aufrecht erhalten, wenn bestimmte Konstellationen von Außenbedingungen wirksam sind, d. i. hier die dauernde Verdunklung des Blattgelenkes bei Dauerbeleuchtung der übrigen Pflanze. Von einer von der Außenwelt unabhängigen, aus rein inneren Gründen herrührenden Rhythmik kann also auch in solchen Fällen keine Rede sein. Wie bei den Schlafbewegungen der Laubblätter, so haben wir auch beim Öffnen und Schließen der Blüten mit Bewegungen zu tun, welche nach den vorliegenden Untersuchungen (vgl.: Stoppel, 1910; Stoppel und Kniep, 1911) auch ohne Schwankungen der äußeren Faktoren zustande kommen können. Das Verhältnis dieser Bewegungen zur konstanten Außenwelt muss eben auch hier durch weitere Untersuchungen klargelegt werden.

Wir haben nun die Auffassung von der Hervorrufung rhythmischer Vorgänge durch die Einwirkung konstant gehaltener äußerer Faktoren noch an einem einfacheren Beispiel näher zu begründen. Zu diesem Zweck wollen wir die Hexenringbildung von Pilzen einer kurzen Betrachtung unterwerfen, und zwar unter Verwertung der Ergebnisse von Versuchen und theoretischen Erörterungen von

Klebs (1913) und Munk (1912, 1914). Wenn wir auf eine nährstoffhaltige Gelatineplatte einen Schimmelpilz überimpfen, so breitet sich derselbe gleichmäßig strahlenförmig aus; er wächst zunächst vegetativ, um dann zur reichlichen Fruktifikation überzugehen. Da sämtliche Hyphen dies gleichzeitig tun, so entsteht ein aus Sporen bestehender Ring. Bei der weiteren kreisförmigen Ausbreitung des Pilzes wechseln nunmehr rein vegetatives (oder nur schwach mit Sporenbildung untermischtes) Wachstum und reichliche Sporenbildung regelmäßig ab; es entstehen die sogen. Hexenringe. Die Hexenringbildung ist nicht das Resultat einer unbedingten inneren Notwendigkeit des Pilzwachstums, sie hängt vielmehr mit dem Einfluss äußerer Bedingungen zusammen. Dank den Untersuchungen von Munk (1912a) sind wir über dieselben näher unterrichtet. Die ringförmige Sporenbildung ist zunächst eine direkte Folge des rhythmischen Wechsels bestimmter äußerer Bedingungen, wie Licht und Dunkelheit, höhere und niedere Temperatur, starke und schwache Luftbewegung, welche sämtlich dazu führen, die Transpiration abwechselnd zu steigern und herabzusetzen. Auf gutem, nährstoffreichem Substrat und bei gleichmäßiger Regulierung der erwähnten äußeren Faktoren, d. h. bei Ausschließung jeglicher Transpirationsschwankung bildet der Pilz keine Hexenringe. Dieselben treten aber auch bei gleichmäßiger Regulierung der erwähnten äußeren Faktoren auf, wenn dem Pilz nur begrenzte Nährstoffmengen zur Verfügung stehen, oder wenn das nährstoffreiche Substrat Alkalien oder Glyzerin enthält. In diesen Fällen ist ein sichtbarer Wechsel der äußeren Bedingungen nicht vorhanden und trotzdem handelt es sich auch hier um Einflüsse der Außenwelt, nämlich des Substrates. Bei begrenzter Nahrungsmenge findet jedesmal infolge der Sporenbildung eine Verarmung der Hyphen und des Substrates an organischen Nährstoffen statt, was vegetatives Wachstum zur Folge hat. Beim Vorhandensein bestimmter fremder Stoffe, wie Alkalien und Glyzerin, haben wir es in ähnlicher Weise mit einer wechselnden relativen Anhäufung und Verarmung des Substrates an Stoffen zu tun, welche den Entwicklungsgang des Pilzes beeinflussen. Eine größere Bedeutung kommt ferner den Ausscheidungsprodukten des Pilzes zu, sowie ihren Wechselwirkungen mit den im Substrat enthaltenen Stoffen. Dies tritt deutlich bei der von Munk (1912b) näher untersuchten Koremienbildung zutage. Das koremienbildende *Penicillium variabile* schreitet nur dann zur Koremienbildung, wenn die für den Prozess maßgebenden Stoffwechselnebenprodukte (wahrscheinlich Alkohole) einen gewissen Grad der Anhäufung erlangt haben. Die vom Pilz gebildete Säure wirkt dagegen ungünstig auf die Koremienbildung ein. Die Natur der Stoffwechselprodukte des Pilzes hängt von der Zusammensetzung des Substrates ab. Anderseits wird sowohl die für die Koremienbildung günstige Wirkung

der Alkohole, wie auch die ungünstige der Säure, durch fremde, im Substrat enthaltene Stoffe beeinflusst. Säurezusatz hebt die Wirkung der Alkohole auf, während Zusatz von Alkalien eine Neutralisierung der Säure herbeiführt und somit ermöglicht, dass die günstige Wirkung der Alkohole voll zur Geltung gelangt. Munk (1914, S. 637) machte einen sehr instruktiven Versuch: Er impfte eine gewöhnliche Nähragarplatte, der etwas Lackmus beigemengt war, mit *Penicillium variabile* und bestrich sie nach etwa 3 Tagen am Glasrande der Petrischale entlang mit einer Stange Ätzkali. Es entstanden Koremienringe, und zwar stets an der Grenze zwischen roter und blauer Lackmusreaktion, also in der neutralen Zone. Wurde die Kultur ungleich stark mit der Kalistange bestrichen, so entstanden auf der ätzkalireicheren Seite wenigere und dichtere Ringe als auf der kaliarmen Seite; beide Ringsysteme waren durch Anastomosen miteinander verbunden. Ähnliche Resultate wurden erzielt, wenn Äthylalkohol statt Alkali auf die peripherischen Regionen der Kulturplatte gebracht wurde. In diesen Fällen sehen wir also durch das Eingreifen eines neuen äußeren Faktors, nämlich des neuen Stoffes Alkali bezw. Alkohol, eine Ringbildung entstehen und zwar dort, wo eine solche sonst nicht zustande kommen würde. Die Hexenringbildung kann also auch dort, wo Licht, Temperatur, Verdunstung konstant bleiben, erfolgen, wenn das Substrat infolge seiner Zusammensetzung die Bedingungen hierzu bietet. Wir können auch in diesen Fällen nicht von einem inneren, von der Außenwelt unabhängigen Vorgang, einer Selbstdifferenzierung sprechen, da das Substrat, was hier die Entscheidung bringt, ohne Zweifel zu der Außenwelt des Pilzes gehört. Die abweichende Ansicht Küster's, dass nämlich in solchen Fällen die Zonenbildung auf Selbstdifferenzierung beruht, hängt damit zusammen, dass dieser Forscher keine strenge Trennung der Begriffe einhält; er betrachtet den Pilz nebst Substrat als Einheit. Er sagt (1913a, S. 81), dass in solchen Fällen die Zonenbildungen „ohne äußeren Rhythmus lediglich durch die im System (Pilz und Substrat) begründeten ‚inneren' Bedingungen hervorgerufen werden können". Die Auffassung, dass der Pilz nebst Substrat als Einheit anzusehen sind, führt auch zu einer abweichenden Vorstellung von den inneren Bedingungen. Die inneren Bedingungen, wovon im obigen Satz Küster's die Rede ist, decken sich keinesfalls mit den inneren Bedingungen der von uns befolgten Klebs'schen Nomenklatur.

Die Ringbildung in Pilzkulturen hat Ähnlichkeiten mit Strukturen in leblosen kolloidalen Medien, mit den sogen. Liesegang'schen Zonen, worauf zuerst Munk (1912a) hingewiesen hat. Die Analogie der Liesegang'schen Zonen mit pflanzlichen Strukturen überhaupt hat Küster (1913) zum Gegenstand einer eingehenden

Behandlung gemacht. Es ist wichtig, diese rhythmischen Strukturen lebloser Substanzen vom Standpunkt der Periodizität aus zu betrachten. Der typische Versuch zur Erhaltung Liesegang'scher Zonen ist folgender[23]): In einer durch Erwärmung flüssig gemachten Gelatinelösung wird verdünntes (etwa 0,1 %) Kaliumbichromat aufgelöst; auf die erkaltete, erstarrte Gelatineplatte trägt man nun einen Tropfen einer konzentrierten (etwa 80 %) Lösung von Silbernitrat auf. Wo das Silbernitrat mit dem Kaliumbichromat in Berührung kommt, wird das unlösliche, rotbraune Silberchromat ausgefällt. Dies ist zunächst an der Stelle der Fall, auf welche der Silbernitrattropfen aufgetragen wurde. Das Silbernitrat verbreitet sich nunmehr allmählich durch Diffusion zentrifugal auf der Gelatineplatte und erreicht somit immer weitere Kaliumbichromatmengen; die Ausfällung von Silberchromat findet aber nicht gleichmäßig über das ganze Diffusionsfeld statt, sondern es wechseln helle silberchromatarme mit dunklen silberchromatreichen Ringen ab. Die zonenweise Anhäufung des Silberchromats steht zwar mit der entsprechenden Anhäufung des Kaliumbichromats in Zusammenhang, doch sind wir über das Zustandekommen dieses letzteren Vorganges auf Vermutungen angewiesen, die aber hier übergangen werden können[24]). Uns interessiert hier nur die Tatsache, dass beim Liesegang'schen Phänomen ein Rhythmus eingehalten wird, der mit keinerlei rhythmischen Abwechslungen der Außenwelt in Zusammenhang steht. Es hat überhaupt den Anschein, als ob sich der ganze Vorgang unabhängig von der Außenwelt vollzöge. Küster, dem wir wichtige Untersuchungen verdanken, sagt in der Tat (Küster, 1913a, S. 14 und 1913b, S. 2), dass der Vorgang allein durch die im System selbst (Gelatine + Kaliumbichromat + Silbernitrat) liegenden Faktoren bedingt ist (Selbstdifferenzierung) und somit als innerer Rhythmus bezeichnet werden kann. In diesem Zusammenhang berührt Küster auch die rhythmischen Strukturen der Pflanzen und schließlich auch die jährliche Periodizität selbst; er meint, dass auch in diesen Fällen der Rhythmus infolge einer Selbstdifferenzierung zustande kommen kann. Wir haben indessen schon bei der Besprechung der Hexenringbildung gesehen, dass diese Auffassung Küster's unhaltbar ist. Sie wurde denn auch von Klebs (1913, S. 4—18) bekämpft. Den eingehenden Erörterungen Klebs

23) Ich möchte hier beiläufig erwähnen, dass man schöne Liesegang'sche Zonen auch auf natürlichen Substraten erhält, wenn man nämlich einen Apfel mittels eines Eisenchlorid enthaltenden Kapillarröhrchens ansticht. Es findet Eisenreaktion auf die im Apfel enthaltenen Gerbstoffe statt und es entstehen regelmäßige schwarze Zonen. Diese Zonenbildung hat den Vorteil der leichten Herstellung ohne umständliche Vorbereitungen, aber auch einen Nachteil, der ihren Wert für Demonstrationen herabsetzt; sie tritt nämlich nur sehr langsam, meist erst nach mehreren Stunden ein und erreicht erst nach mehreren Tagen ihre endgültige Vollendung.

24) Näheres bei Küster (1913a) und Klebs (1913).

verdanken wir nun in der Tat die Klärung der beim Liesegang'schen Phänomen obwaltenden Verhältnisse. Nehmen wir all die hier beteiligten Stoffe in Übereinstimmung mit Küster als ein einheitliches System an, so haben wir die Substanzen selbst, d. h. hier die Molekularstrukturen von Kaliumbichromat, Silbernitrat und Gelatine als die Vertreter der spezifischen Struktur aufzufassen. Mit der spezifischen Struktur sind die Fähigkeiten, d. h. die chemischen und physikalischen Eigenschaften der drei Körper verbunden. Der Einfluss der Außenbedingungen kommt zunächst in der Weise zum Ausdruck, dass bestimmte innere Bedingungen, z. B. bestimmte Konzentrationen und Zustände der beteiligten Körper hergestellt werden. Die Art der Reaktion des Kaliumbichromats mit dem Silbernitrat hängt aber von diesen inneren Bedingungen ab. Durch den Einfluss der Außenwelt können die inneren Bedingungen, wie Konzentration der Lösungen, Festigkeit der Gelatine, örtliche Verteilung der beteiligten Körper, derart ausgestaltet werden, dass Abweichungen in Form, Größe, Abstand u. s. w. der Zone zustande kommen. Größere Eingriffe der Außenwelt können größere Veränderungen der inneren Bedingungen veranlassen, welche ihrerseits dazu führen, dass statt der Zonenbildung die Verwirklichung einer anderen Fähigkeit, z. B. die einer homogenen Ausfällung von Silbernitrat ohne jegliche strukturelle Differenzierung, erfolgt. Beim Liesegang'schen Phänomen ist demnach die Außenwelt in der Weise beteiligt, dass sie zeitlich vorher die für den Prozess notwendige Konstellation von inneren Bedingungen geschaffen hat.

Wir haben bei den verhältnismäßig einfachen Fällen der Hexenringbildung und der Liesegang'schen Zonenbildung gesehen, wie die Konstanz der äußeren Bedingungen eine innere, von der Außenwelt unabhängige Periodizität vortäuschen kann. Daraus ergibt sich, wie vorsichtig man bei der Beurteilung von periodischen Erscheinungen sein muss. Es ist klar, dass bei komplizierten Fällen, wie sie bei den Organismen auftreten, die Analyse der Vorgänge eine viel schwierigere ist; hier hat die Forschung noch vieles aufzuklären. Wenn unsere Kenntnisse noch nicht in allen Fällen ausreichen, all die Vorgänge restlos aufzuklären, so bedeutet dies keinesfalls, dass wir zu der Annahme von inneren Gründen greifen müssen, was mit dem völligen Verzicht auf jegliche weitere Forschung auf diesem Gebiete gleichbedeutend wäre. Die vornehmste Aufgabe jeder theoretischen Anschauung von der Periodizität liegt aber gerade darin, zu neuen, für die weitere Forschung bedeutungsvollen Fragestellungen zu führen. Bei der Behandlung der periodischen Erscheinungen ist eine strenge Trennung der Begriffe erforderlich, denn wir haben gesehen, wie der Gebrauch eines Audruckes wie „Selbstdifferenzierung" zu falschen

Vorstellungen führen kann. Eine Kritik der gebräuchlichen Ausdrücke und die nähere Definition einer konsequenten Nomenklatur werden wir im folgenden Kapitel zum Gegenstand ausführlicher Erörterungen machen.

## VIII. Allgemeines über das Zustandekommen periodischer Erscheinungen. Nomenklatur.

Bei der Erforschung von periodischen Vorgängen hat man sich bisher lediglich auf die Feststellung beschränkt, ob die Periodizität mit einem periodischen Wechsel der äußeren Bedingungen zusammenhängt oder ob der Vorgang auch bei völliger Konstanz der Außenwelt möglich ist. Im ersteren Falle spricht man mit Pfeffer (1904, S. 161 u. a. O.) von aitionomen oder aitiogenen, im zweiten von autonomen oder autogenen Vorgängen; letztere beruhen auf „Selbstregulation“ oder „Selbstdifferenzierung“. Pfeffer sagt (1904, S. 160—161): „Aufbau und Tätigkeit sind natürlich bei einem Organismus, ebenso wie bei einem Mechanismus, von der Außenwelt abhängig und in beiden Fällen muss die Tätigkeit in etwas oder auch weitgehend modifiziert werden, wenn durch die Veränderung einer oder einiger Außenbedingungen einer oder einige der inneren Faktoren in irgendeiner Weise (direkt oder indirekt) eine Verschiebung erfahren. Bei Konstanz der neuen Außenbedingungen ist aber die modifizierte und wie immer selbstregulatorisch gelenkte Tätigkeit wiederum das notwendige Resultat aus den nun bestehenden inneren Konstellationen. Somit werden der Verlauf und der Ausfall der Tätigkeit immer durch die Eigenschaften des Organismus und Mechanismus bestimmt, oder wie man in bezug auf die Lebewesen und die Organe dieser auch sagen kann, durch die erblich überkommenen, die inhärenten Eigenschaften, oder was dasselbe sagt, durch die spezifische Organisation, durch den spezifischen Aufbau und die hiermit wechselseitig verknüpfte funktionelle Tätigkeit. Sofern also die Außenbedingungen konstant bleiben, ist der bestimmte Verlauf der Ontogenese (und jeder anderen Tätigkeit) durch das selbstregulatorische innere Walten und Verstellen bedingt, und zur Kennzeichnung, dass dem so ist, dass also eine Veränderung in den Außenbedingungen nicht modifizierend eingreift, kann man unbedenklich, wie es üblich ist, von autonomem Schaffen und Walten und in bezug auf die Leistungen, von Eigengestaltung, Automorphose, Selbstdifferenzierung, unabhängige Differenzierung, Autoplasie, ferner von Autotropismus, Autonastie u. s. w. reden, obgleich es eine von der Außenwelt (von äußeren Faktoren) unabhängige Tätigkeit niemals gibt.“ Soweit durch die genannten Ausdrücke eben nur die Konstanz der äußeren Bedingungen, unter welchen der Vorgang stattfindet, hervorgehoben werden soll, ist gegen ihre Anwendung nichts einzuwenden. Allein

es fragt sich, ob der Begriff autonom nur in diesem Sinne angewendet wird. Bei der Anwendung dieses Begriffes tritt in der Tat im allgemeinen die Bedeutung und Mitwirkung der Außenwelt vollständig in den Hintergrund; der Ausdruck besitzt heute zweifellos einen starken vitalistischen Beigeschmack. Mit dem Begriff autonom ist jedenfalls der Begriff der erblichen, inneren Notwendigkeit verbunden[25]). Notwendig wäre eine Phase der Entwicklung nur dann, wenn sie bei jeder Konstellation der äußeren Bedingungen, die dem Organismus überhaupt das Leben ermöglicht, zustande käme. Unsere Auffassung geht dagegen in Übereinstimmung mit Klebs dahin, dass eine Entwicklungsphase nicht bloß sofern mit der Außenwelt in Beziehung steht, als sie nur im Zusammenhang mit der für das Leben des Organismus notwendigen Außenwelt denkbar ist, sondern indem sie eine von den vielen von der spezifischen Struktur zulässigen Phasen ist, die gerade infolge der Einwirkung einer bestimmten Konstellation der Außenbedingungen zur Entfaltung kommt. Wäre der Wechsel in der Entwicklung eine notwendige Folge des normalen Entwicklungsganges, so müsste er gerade bei optimalen Lebensbedingungen auftreten; ferner müssten die optimalen Lebensbedingungen der einen Phase auch für die anderen Entwicklungsphasen optimalen Wert besitzen. Es trifft indessen beides nicht zu. So geht z. B. die von Klebs (1896. Vgl. ferner: Klebs, 1904; 1913, S. 19—20) näher studierte *Vaucheria repens* bei Kultur unter einer konstanten, aber für das Wachstum keinesfalls optimalen Konstellation der Außenbedingungen auf einmal, spontan aus dem vegetativen Wachstum zur Zoosporenbildung über, während sie bei wirklich optimalen Ernährungsbedingungen ununterbrochenes lebhaftes Wachstum zeigt. Ferner ist allgemein bekannt, dass die Optima der verschiedenen Entwicklungsphasen keinesfalls zusammenfallen; wir wissen im Gegenteil, dass darin ein ausgesprochener Gegensatz besteht. Die für das vegetative Wachstum optimalen Außenbedingungen sind beispielsweise für das Eintreten des Fortpflanzungsstadiums nicht nur nicht optimal, sondern geradezu ungünstig.

Dem Wechsel in der Entwicklung geht ein Wechsel in den inneren Bedingungen voraus. Der Wechsel der letzteren wird durch die Außenwelt veranlasst; dabei ist es im Prinzip gleichgültig, ob die Außenwelt diese Änderung durch einen Wechsel ihrer Bedingungen, oder durch

25) Dass die Annahme von der „Notwendigkeit" der „autonomen" Vorgänge tatsächlich allgemein verbreitet ist, geht schon aus dem Umstande hervor, dass man die Beweiskraft der in den Versuchen von Klebs erzielten Entwicklungsänderungen mit der Begründung anzweifelt, sie seien „anormal", „unnatürlich" oder gar „krankhaft"!

den konstanten Intensitätsgrad einiger derselben herbeiführt. Wie das zu verstehen ist, geht aus folgenden Erörterungen deutlich hervor: Die verschiedenen Außenbedingungen haben für die einzelnen Lebensprozesse der Pflanze eine verschiedene Bedeutung. Wir können in dieser Hinsicht die äußeren Bedingungen in bezug auf einen bestimmten Prozess in wesentliche und unwesentliche unterscheiden. Für einen bestimmten Prozess (z. B. die Assimilation) kann ein Außenfaktor (z. B. das Licht) der wesentlichste sein, der für einen anderen Prozess (z. B. die Atmung) gerade der unwesentlichste ist. Die verschiedenen Konstellationen der Außenfaktoren, welche einem Organismus ein allgemeines „Gedeihen" gestatten, unterscheiden sich dadurch voneinander, dass sie die einzelnen Faktoren in verschiedenem Intensitätsgrad enthalten. Daraus ergibt sich, dass die verschiedenen Konstellationen der Außenfaktoren auch in verschiedenem Grade die einzelnen Prozesse beeinflussen, so dass jeder Konstellation der Außenwelt auch eine bestimmte Verschiebung in den inneren Bedingungen entspricht. Den Umfang und die Bedeutung dieser Verschiebungen kann man nur dann richtig einschätzen, wenn man im Auge behält, dass die verschiedenen Lebensprozesse in bezug auf das Endresultat in zwei Kategorien, nämlich in aufbauende und abbauende zerfallen. Das Verhältnis der inneren Bedingungen zueinander bleibt nur dann dauernd unverändert, wenn die Intensitäten der verschiedenen Prozesse in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen; letzteres ist nur dann der Fall, wenn auch die verschiedenen äußeren Bedingungen in einem entsprechenden, genau bestimmten Verhältnis miteinander kombiniert sind. Eine derartige Konstellation der Außenwelt besitzt in bezug auf die entsprechende Entwicklungsphase den optimalen Wert. Der Wert der einzelnen äußeren Bedingungen bezieht sich also nur auf die einzelnen Prozesse, nicht auf die Entwicklungsphasen: nur die Gesamtheit der Außenbedingungen, d. h. ihre bestimmte Konstellation ist für die Entwicklung des Organismus maßgebend.

Wir kommen zu folgendem Schluss: Jede Entwicklungsphase wird durch ein bestimmtes Verhältnis der inneren Bedingungen gekennzeichnet, und dieses Verhältnis muss unverändert bleiben, falls das Fortbestehen dieser Phase gewährleistet werden soll. Die Konstellation der Außenwelt, welche dieses Verhältnis der inneren Bedingungen aufrecht erhält, ist für die Phase die optimale. Die für die verschiedenen Entwicklungsphasen eines Organismus optimalen Konstellationen der Außenwelt sind voneinander verschieden. Bei konstanter Einwirkung einer optimalen Konstellation

der Außenwelt kann ein Wechsel in der Entwicklung nicht eintreten. Wenn ein Vorgang periodisch verläuft, so kann dies als Beweis dafür angesehen werden, dass hier entweder die Außenwelt Schwankungen unterworfen ist, oder die konstante Konstellation der äußeren Bedingungen keinen optimalen Wert besitzt.

Die Außenwelt lenkt also in jedem Falle die Entwicklung des Organismus innerhalb der von der spezifischen Struktur gesteckten Grenze. Worin liegt dann aber der tiefere physiologische Unterschied zwischen autonomer und aitionomer Periodizität? Denn, dass ein Baum in den Tropen angenommen bei völlig konstanten äußeren Bedingungen — periodisch wächst, ist nach unserer Auffassung nur ein Beweis dafür, dass diese Konstellation der Außenwelt keine optimale ist. Bei Herstellung der optimalen Konstellation muss auch diese Art kontinuierlich wachsen können. Anderseits muss es möglich sein, auch Arten, die keine „autonome" Periodizität aufweisen, durch eine bestimmte, selbst konstante, aber ungünstige Konstellation der Außenbedingungen zum periodischen Wachstum zu veranlassen. Das wesentliche unserer Auffassung besteht darin, dass der Übertritt eines Organismus von einer Phase in eine andere nicht als eine innere „Notwendigkeit" angesehen wird; die Wendung in der Entwicklung entspricht vielmehr der Fähigkeit des Organismus, in dieser Weise auf die bestimmt geartete Außenwelt zu reagieren. Das, was in der Natur vorkommt, ist ein spezieller Fall, dem in rein physiologischer Hinsicht keine Sonderstellung zukommt. Wenn eine Pflanzenart in einem speziellen Falle periodisch, eine andere unperiodisch wächst, so ist diesem Unterschiede im Prinzip keine weittragende physiologische Bedeutung beizumessen, da beide Arten in anderen Fällen sowohl periodisch wie unperiodisch wachsen können.

Bei der Beurteilung eines Vorganges vom Standpunkt der bisherigen Nomenklatur wird der Fehler begangen, dass dem Vorgange je nach dem äußeren Schein ein anderer Maßstab angelegt wird. Bei der Betrachtung eines „autonomen" Vorganges wird man durch den äußeren Schein dazu verleitet, das Hauptgewicht auf die spezifische Struktur zu legen, während bei „aitionomen" Vorgängen in entsprechender Weise die Aufmerksamkeit auf die Außenwelt gelenkt wird. Physiologische Begriffe dürfen aber nicht die Schale, sondern sollen den Kern treffen. In Wirklichkeit ist in beiden Fällen sowohl die spezifische Struktur wie auch die Außenwelt in gleichem Maße beteiligt.

Wir gelangen somit in Übereinstimmung mit Klebs (vgl. 1904, S. 291) zu dem Schluss, dass die Begriffe „autonom, autogen, aitionom, aitiogen", sowie die mit diesen zusammenhängenden „Selbstdifferenzierung, Selbstregulation" u. dgl. zu verwerfen sind. Munk (1914) kommt auf Grund seiner beachtenswerten Erörterungen zu demselben Schluss und schlägt vor, für die Unterscheidung der periodischen Vorgänge, die mit einem Rhythmus der Außenwelt in Zusammenhang stehen, von solchen, die bei konstanter Außenwelt verlaufen, die Begriffe primärer und sekundärer Rhythmus einzuführen. Diese Begriffe sind in der Tat einwandfrei, da sie das, worauf es hier ankommt, bezeichnen und keinen Anhaltspunkt zu Missverständnissen bieten.

Aus der obigen Darstellung geht deutlich hervor, dass bei den periodischen Erscheinungen den inneren Bedingungen eine bedeutungsvolle Rolle zufällt. Dieselben sind nach der Definition Klebs' (vgl. Kap. II) anders ausgestaltet als das, was man bisher darunter oder unter Innenwelt der Pflanze verstand. Die inneren Bedingungen sind stets getrennt von dem Begriff der erblichen spezifischen Struktur zu verstehen; ihr Hauptmerkmal ist die Veränderlichkeit. Da wir von den inneren Bedingungen gegenwärtig nur äußerst mangelhafte Kenntnisse besitzen, so ist auch der genaue Nachweis ihrer Veränderungen während der Entwicklung des Organismus unmöglich. Darin liegt die Schwierigkeit für das Verständnis besonders derjenigen Fälle, welche den äußeren Schein einer „Autonomie" bieten.

Um uns ein Bild von den inneren Veränderungen, welche bei der Entwicklung der Organismen stattfinden, zu verschaffen, müssen wir uns gegenwärtig darauf beschränken, Hypothesen aufzustellen, die geeignet sind, brauchbare Richtlinien für die weitere Erforschung der inneren Bedingungen zu liefern. Wir sind hier bei der Betrachtung von Lebensprozessen stets vom Kausalprinzip ausgegangen und haben nur chemische und physikalische Gesetze als maßgebend anerkannt. Wir können uns auch tatsächlich nur unter Berücksichtigung der Gesetze dieser Wissenszweige, insbesondere unter Anlehnung an die Forschungsergebnisse der physikalischen Chemie, eine brauchbare Vorstellung von den Veränderungen der inneren Bedingungen des sich entwickelnden Organismus machen.

In der bisherigen Darstellung haben wir in Übereinstimmung mit Klebs den Standpunkt eingenommen, dass es sich bei der Beeinflussung der Entwicklung der Organismen durch die Außenwelt um Änderungen in dem Verhältnis der äußeren Bedingungen zueinander, d. h. um quantitative Veränderungen der Außenwelt handelt. In der Tat sprechen alle bisherigen Erfahrungen, insbesondere die ausgedehnten, planmäßig durch-

geführten Untersuchungen Klebs' zugunsten dieser Auffassung. In Anbetracht dieser Tatsache hat Klebs die Hypothese aufgestellt, dass auch die Veränderungen der inneren Bedingungen zunächst in Verschiebungen in ihrem quantitativen Verhältnis, und zwar vielfach in Änderungen der Konzentrationsverhältnisse bestehen. Von dieser Hypothese haben wir schon vorhin stillschweigend Gebrauch gemacht.

Die Hypothese von Klebs, dass für die Entwicklungsvorgänge in erster Linie Änderungen der Konzentrationsverhältnisse innerhalb der Zellen maßgebend sind, ist geeignet, uns ein annäherndes Bild von der Natur der inneren Vorgänge zu verschaffen. Schon früher hat Klebs (1904, S. 489) darauf hingewiesen, dass es bei der heutigen Sachlage berechtigt erscheint, „sich den neueren Forschungen der physikalischen Chemie über das bewegliche oder dynamische Gleichgewicht anzuschließen, dessen Bedeutung für die Lebensvorgänge von E. Du Bois Reymond, Ostwald, van't Hoff hervorgehoben worden ist". Seine früheren eingehenden Erörterungen fasst Klebs' in einer neueren Arbeit (1913, S. 41) folgendermaßen zusammen: „Wenn wir die lebende Zelle mit van't Hoff als ein dynamisches Gleichgewichtssystem auffassen, so müssen nach dem Massenwirkungsgesetz von Guldberg und Waage die chemischen Umsetzungen zwischen zwei oder zahlreicheren Körpern, wie sie in den Zellen sich vorfinden, von den beteiligten Massen, d. h. ihren Konzentrationen, abhängig sein. Von größter Bedeutung ist die Tatsache, dass durch Konzentrationsverhältnisse die Richtung der chemischen Prozesse bestimmt werden kann, da das gleiche Ferment sowohl Spaltungen als auch, bei einer gewissen Konzentration des Spaltungsproduktes, Synthesen hervorrufen kann. So liegt der Gedanke nahe, dass in dem lebenden System der Zelle, wo beständig Änderungen der Konzentrationen erfolgen, Änderungen der Konzentrationsverhältnisse der verschiedenartigen Substanzen für die Entwicklungsvorgänge vielfach entscheidend sind." Zur Kennzeichnung des Wertes seiner Hypothese fügt Klebs (1904, S. 500) hinzu: „Ich hebe sie" (d. h. die Konzentrationsverhältnisse) „hervor, nicht um damit zu sagen, sie seien die allein wesentlichen, sondern um an ihnen anschaulich zu machen, wie ein solches Verhältnis durch Steigerung oder Einschränkung der Nahrungsaufnahme, des Lichtes, des Sauerstoffs, der Temperatur geändert werden kann, wie anderseits durch Änderungen dieses Verhältnisses Intensität und Richtung der chemischen Prozesse verändert werden, die dann Änderungen der Imbibition, des osmotischen Druckes, der Oberflächenspannung u. s. f. bewirken." Die Hypothese Klebs' verdient beim Studium von periodischen Vorgängen die größte Beachtung. Gerade für das Verständnis des Wechsels von Wachstum und Ruhe ist die Berücksichtigung

der Umkehrbarkeit der durch Fermente beschleunigten Prozesse bedeutungsvoll.

In diesem Abschnitt habe ich versucht, die allgemeine Grundlage meines die ganze Arbeit beherrschenden Standpunktes darzulegen. Meine Darstellung macht keinen Anspruch darauf, die Vorgänge restlos aufzuklären; sie verfolgt vielmehr den Zweck, diejenigen Punkte hervorzuheben, welche für die Beurteilung von periodischen Erscheinungen von fundamentaler Bedeutung sind. Meine Anschauung beruht in Übereinstimmung mit Klebs auf der Erkenntnis, dass es die Außenwelt ist, welche in jedem Falle darüber entscheidet, welche von den vielen in der spezifischen Struktur des pflanzlichen Organismus schlummernden Fähigkeiten zur Entfaltung kommt. Klebs sagt (1904, S. 298): „In der spezifischen Struktur der Pflanzen, in der alle sichtbaren Eigenschaften der Potenz nach vorhanden sind, liegt nichts, was einen bestimmten Entwicklungsgang notwendig verursacht. In letzter Hinsicht entscheidet die Außenwelt darüber, welche von den verschiedenen möglichen Entwicklungsformen verwirklicht wird."

Zum Schluss möchte ich noch darauf hinweisen, dass die von verschiedenen Seiten immer wieder erfolgende Bekämpfung der eben dargelegten, von Klebs von jeher vertretenen Ansicht von der Bedeutung der Außenwelt, in den meisten Fällen auf Missverständnis beruht. Man begegnet nämlich vielfach dem direkten oder indirekten Vorwurf, als wenn Klebs alle Vorgänge allein durch die äußeren Bedingungen und unter völliger Außerachtlassung des Organismus selbst erklären wollte[26]). Für denjenigen, der die inhalts- und gedankenreichen Arbeiten Klebs' genau liest, muss es rätselhaft erscheinen, wie man einem solchen Missverständnis zum Opfer fallen kann. Denn Klebs hat stets hervorgehoben, dass die Entwicklung und Formung des Organismus unter der Mitwirkung der Außenwelt sich vollzieht. Die Fähigkeiten sind in der spezifischen Struktur festgelegt, allein sie können nicht von selbst, sozusagen durch den „Willen" des Organismus selbst zur Entfaltung gelangen; diese Entscheidung und nur diese fällt der Außenwelt zu. Die Anschauung Klebs' wird in den meisten Fällen dadurch

26) Hierher gehören auch die vielfach unternommenen Versuche, einen Mittelweg zwischen den Anschauungen Klebs' und Schimper's anzubahnen. In einer Arbeit über die Wasserökonomie der in der Trockenzeit kahl stehenden tropischen Bäume sagt Kamerling (1913, S. 332): „Am wahrscheinlichsten scheint es mir allerdings, dass, was die periodischen Erscheinungen in der tropischen Flora betrifft, die Wahrheit in der Mitte liegt zwischen der von Schimper verteidigten Auffassung einer von äußeren Einflüssen unabhängigen Periodizität und der von Klebs vertretenen Anschauung, dass die periodischen Erscheinungen in den Tropen ausschließlich durch die Periodizität des Klimas bestimmt sein sollen." Auch die Erörterungen Simon's (1914) am Ende seiner Arbeit (S. 184) bedeuten einen ähnlichen Versuch. Vgl. hierzu die Ausführungen von Munk, 1914, S. 632.

missverstanden, dass man entweder die inneren Bedingungen mit der spezifischen Struktur verwechselt oder vollständig übersieht, dass nach der Auffassung Klebs' die äußeren Bedingungen nicht direkt die spezifische Struktur, sondern zunächst die inneren Bedingungen beeinflussen.

## IX. Zustandekommen und Natur der jährlichen Periodizität. Theoretische Betrachtungen und Schlussfolgerungen.

Die in den früheren Kapiteln erörterten Erfahrungen und Versuche führen uns zu dem Schluss, dass die in einem rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bestehende jährliche Periodizität keine notwendige, in der spezifischen Struktur der Pflanze begründete und von dieser unter allen Umständen vorgeschriebene Erscheinung ist. Das zeitweise Aussetzen des Wachstums, die Ruhe, ist vielmehr eine Folge der Einwirkung einer bestimmt gearteten Außenwelt: Die Pflanze hat die Fähigkeit sowohl zu wachsen, wie auch zu ruhen; welches von beiden jeweils eintritt, darüber entscheidet nicht die Pflanze selbst, sondern die Außenwelt. Wir haben in der Tat gesehen, dass es schon in zahlreichen Fällen in der Hand des Versuchsanstellers liegt, Wachstum oder Ruhe herbeizuführen. Wir wollen jetzt an der Hand eines typischen Beispieles die Verhältnisse näher betrachten. Als solches Beispiel kann die in der Natur typisch periodisch wachsende Buche dienen, welche in bezug auf ihr Verhältnis zur Außenwelt dank den Untersuchungen von Klebs (1914) am besten bekannt ist.

Durch die Versuche von Klebs wurde festgestellt, dass das Austreiben der Buche in erster Linie vom Lichtfaktor, und zwar von der Lichtmenge (Intensität $\times$ Dauer) abhängt. Durch kontinuierliche elektrische Beleuchtung konnten die Ruheknospen der Buche zu jeder Zeit zum Austreiben veranlasst werden. Bei geeigneter Kultur im elektrischen Lichtraum folgt dem Austreiben nicht die sonst in der Natur auftretende Bildung von Ruheknospen, welche durch geringes, mit der Knospenschuppenbildung verknüpftes Wachstum gekennzeichnet ist; die Vegetationspunkte gehen vielmehr ohne Unterbrechung zur Bildung neuer Laubblätter über. Daraus ergibt sich die Haltlosigkeit der von verschiedenen Seiten verteidigten Annahme, dass die für viele Pflanzenarten charakteristische stoßweise Blattentfaltung eine Arteigentümlichkeit sei, welche schlechthin das Vorhandensein einer notwendigen inneren Periodizität beweise[27]). Das, was die spezifische

27) So sagt z. B. Simon (1914, S. 182): „Die Annahme, dass der geschilderte Vegetationsrhythmus auf irgendwelche äußere Faktoren zurückzuführen ist, würde

Struktur der verschiedenen Arten kennzeichnet, ist das verschiedene Verhältnis zur Außenwelt. Die Buche findet eben in der Natur diejenige Kombination der Außenfaktoren vor, welche eine stoßweise Entwicklung notwendig herbeiführt. Besonders lehrreich ist der Umstand, dass bei den Versuchen Klebs' die einzelnen Triebe der Buche kein gleichmäßiges Verhalten zeigten, sondern sämtliche Übergänge vom typisch kontinuierlichen bis zum typisch periodischen Wachstum aufwiesen. Diese Verschiedenheiten kommen durch die besondere Lage der einzelnen Zweige am Baum zustande; je nach der Lage ist auch der Ernährungszustand, der Lichtgenuss sowie der Zufluss von aufgespeicherten Nährstoffen, von Wasser und Nährsalzen ein verschiedener. Klebs unterscheidet drei Haupttypen: 1. Langanhaltendes ununterbrochenes Wachstum. 2. Periodisches Wachstum ohne ausgesprochene Ruheperiode, wobei keine typischen Ruheknospen, sondern neue Laubblattanlagen gebildet werden, welche bei unmittelbar folgender Streckung zu einem zweiten Schub (zweite Treibperiode) sich entwickeln. 3. Periodisches Wachstum mit typischer Ruheknospenbildung; die Ruheperiode ist aber auch hier von kurzer Dauer. Durch die Kultur im Lichtraum gelang es somit Klebs, an ein und demselben Individuum genau dieselben Haupttypen der Entwicklung zu erzielen, die in der Natur bei einheimischen und tropischen Baumarten überhaupt vorkommen. Die einzelnen Formen des Treibens und der Knospenbildung sind also keine Artcharaktere in dem Sinne, dass sie für die betreffenden Arten die einzig möglichen sind; der Artcharakter besteht nur darin, dass unter bestimmten äußeren Bedingungen bei der einen Art diese, bei den anderen jene Form des Treibens bezw. der Knospenbildung verwirklicht wird.

Für die Beurteilung der bei der Buche obwaltenden Verhältnisse ist ein tieferer Einblick in die Natur der Lichtwirkung bei dieser Baumart erforderlich. Klebs gelang es zwar nicht, dieselbe

gleichzeitig die Voraussetzung in sich schließen, dass die Pflanzen die Fähigkeit besitzen, unter normalen Bedingungen dauernd zu wachsen. Eine Betrachtung der Organisationsverhältnisse der Sprosse der meisten tropischen Baumarten zeigt aber, dass dies offenbar nicht der Fall ist. Denn die Mehrzahl der Bäume besitzt sogen. begrenzte Knospen und nur eine verhältnismäßig kleine Zahl von Arten hat unbegrenzte Knospen. Diese Tatsache bringt es mit sich, dass die ersteren Arten von vornherein nicht kontinuierlich, sondern, wie dies Volkens' so eingehend dargelegt hat, schubweise treiben." Wir sehen also auch hier, dass zur Beurteilung von periodischen Erscheinungen die bloße Betrachtung der Organisationsverhältnisse nicht genügt, denn es fehlt eben der Beweis, dass diese Organisationsverhältnisse unter allen Umständen von der spezifischen Struktur unzertrennlich sind. Nur der Versuch kann sicheren Aufschluss geben. Wir haben übrigens schon früher (S. 426, 427) gesehen, dass die typische stoßweise Blattbildung aufweisenden *Theobroma* und *Sterculia* bei geeigneter Kultur zur sukzessiven Blattbildung übergehen.

mit Sicherheit festzustellen, aus seinen Versuchen geht aber hervor, dass es sich hierbei nicht um photokatalytische Vorgänge handeln kann. Die Beobachtungen und Versuche von Klebs sprechen eher dafür, dass die Wirkung des Lichtes in der Kohlensäureassimilation liegt; dabei ist aber nicht an die Kohlehydrate, sondern an die allerersten Produkte der Assimilation, namentlich die Aldehyde zu denken, welche für die Synthese höherer Stickstoffverbindungen von Bedeutung sind. Diese Hypothese findet eine Stütze in dem Ergebnis der chemischen Analyse, welche für die Knospen der Buche eine auffallend geringe Menge von löslichen organischen Stickstoffverbindungen ergab. Anderseits konnte durch die Gasanalyse festgestellt werden, dass unter den Bedingungen des elektrischen Lichtraums die Ausscheidung von Kohlensäure durch die Atmung stärker ist als die Bildung von ihr durch die Assimilation. Die für das Wachstum der Buche günstige Wirkung des elektrischen Lichtraumes ist demnach in zwei Richtungen zu suchen. Erstens ermöglicht die ständige Belichtung die Bildung gewisser Substanzen (wahrscheinlich Eiweißstoffe), welche für das Wachstum unentbehrlich sind: die Bildung dieser Stoffe ist bei der Buche vom Licht abhängig. Zweitens lässt die Intensität des Lichtes im elektrischen Raum eine nur geringe assimilatorische Tätigkeit zu, so dass eine Anhäufung von organischer Substanz über das für das Wachstum günstige Maß nicht eintritt. Aus den bisherigen Erfahrungen geht unzweifelhaft hervor, dass für das Wachstum ein bestimmtes Konzentrationsverhältnis zwischen organischer Substanz und Nährsalzen maßgebend ist; letztere müssen die Oberhand über die Assimilate behalten. Die Kohlenstoffassimilate werden bei einem Baum außer durch die assimilatorische Tätigkeit im Licht, auch seitens der aufgespeicherten Vorräte geliefert. Die Umstände, welche einen Buchentrieb zur Ruhe zwingen, können daher (vgl. Klebs, 1914, S. 68—69) folgende sein: 1. Eine zu geringe, für die Bildung der oben besprochenen wachstumsfördernden Substanzen ungenügende Lichtmenge, trotz des Vorhandenseins des für das Wachstum günstigen Konzentrationsverhältnisses zwischen organischer Substanz und Nährsalzen. Dieser Fall tritt ein, wenn eine treibende Buche im Winter aus dem elektrischen Raum in das Gewächshaus bei Tageslicht überführt wird. 2. Eine absolut ungenügende Nährsalzzufuhr bei genügender Lichtmenge und reichlicher Assimilation. Dieser Fall tritt ein, wenn z. B. eine Buche längere Zeit hindurch in einem kleinen Topf kultiviert wird. 3. Eine zwar an sich reichliche, aber im Verhältnis zu der sehr intensiven Kohlensäureassimilation doch noch zu geringe Nährsalzzufuhr. Dieser Fall tritt in der Natur stets ein, wenn die Buche im Mai nach dem ersten Treiben trotz günstiger Bodenverhältnisse sofort

zur Bildung von Ruheknospen übergeht. Klebs erblickt hierin mit Recht eine Folge der zu intensiven Assimilation. Die durch die Wurzeln aufgenommenen Nährsalze werden von den neuentstandenen Blättern und von dem in Tätigkeit getretenen Kambium dermaßen in Anspruch genommen, dass sie im Verhältnis zu der reichlichen Assimilation in ungenügenden Mengen zu den Vegetationspunkten zuströmen; das für das Wachstum notwendige Konzentrationsverhältnis zwischen Assimilaten und Nährsalzen wird nicht hergestellt, das Wachstum wird unmöglich gemacht. Wenn die Auffassung richtig ist, so müsste jede Herabsetzung der Assimilation neues Wachstum zur Folge haben. Eine Verdunklung ist bei der Buche nicht anwendbar, da dann der erste Hemmungsfall eintritt. Die Herabsetzung der Assimilation kann aber dadurch erreicht werden, dass die Pflanzen einer verminderten Lichtintensität ausgesetzt werden. Das ist nun tatsächlich im elektrischen Lichtraum der Fall, wo, wie wir oben gesehen haben, die Assimilation geringer ist als die Atmung, so dass ein wachstumshemmender Überschuss von Assimilaten nicht eintritt. Anderseits altern die Blätter bei der beständigen Inanspruchnahme im elektrischen Lichtraum schneller und fallen frühzeitig ab, so dass dadurch auch größere Mengen von Nährsalzen verfügbar werden. Auf diese Weise wird das für das Wachstum günstige Verhältnis zwischen Nährsalzen und Assimilaten hergestellt. Noch leichter und gründlicher wird dieses Verhältnis durch Entblätterung herbeigeführt, wobei die Assimilation völlig ausscheidet und die älteren Blätter als Nährsalzverbraucher ganz in Wegfall kommen. Wir haben ja in der Tat schon gesehen, dass die Entblätterung im Sommer stets erneutes Treiben veranlasst (vgl. S. 419). 4. Mangel an Assimilaten bei ungenügender Assimilation trotz großer Lichtmenge. Dieser Fall tritt z. B. schließlich im elektrischen Lichtraum ein, wenn nach langanhaltender Kultur die Reservestoffvorräte erschöpft werden, da hier der Verbrauch von organischer Substanz durch die Atmung größer ist als die Erzeugung durch die Assimilation.

Diese Resultate der Klebs'schen Untersuchungen verschaffen uns völliges Verständnis für das Verhalten der Buche. Ein unbegrenztes kontinuierliches Wachstum wird also bei der Buche möglich sein, sobald es gelingt, die Intensität des Lichtes im elektrischen Raum so weit zu erhöhen, dass die Bildung von organischer Substanz durch die Assimilation den Verbrauch durch die Atmung um so vieles übertrifft, als es gerade für das Wachstum bei mangelnden Reservestoffvorräten erforderlich ist. Anderseits muss an den schon erwähnten Umstand erinnert werden, dass nämlich

in einem konstant gehaltenen Raum keinesfalls sämtliche Vegetationspunkte eines Baumes in gleicher Weise im Genuss der äußeren Faktoren sich befinden. Die Belichtung der mitten in der Krone befindlichen Vegetationspunkte ist schwächer als die der Peripherie; die Lage am Baum ist außerdem auch für die Nährsalzversorgung nicht gleichgültig. Daraus entstehen Verschiedenheiten, welche mit der Vergrößerung des Umfanges des Baumes immer mehr verstärkt werden. Die verschiedenen Triebe müssen schließlich — ähnlich wie bei den Tropenbäumen — ein abweichendes Verhalten zeigen, was auch tatsächlich bei den Versuchen von Klebs vielfach der Fall war. Das periodische Verhalten der Buche in der Natur, wo nicht nur die Temperatur, sondern vor allem auch die Lichtmenge größere Veränderungen aufweist, erscheint uns jetzt durchaus verständlich[28]).

Aber noch ein weiterer Punkt in dem periodischen Verhalten der Buche bedarf der Aufklärung. Bisher haben wir nur die Frage behandelt, welche Momente für die Unterdrückung des Wachstums, für den Eintritt der Ruhe maßgebend sind. Jetzt wollen wir unsere Aufmerksamkeit der Frage zuwenden, warum die einmal ausgebildeten Ruheknospen auch nach Herstellung günstiger äußerer Bedingungen nur schwer und langsam aus dem Ruhezustand zu bringen sind. Wir haben zwar schon gelegentlich von Hemmungen gesprochen, welche die Ruheorgane kennzeichnen, doch sind wir nicht näher auf die Natur und das Zustandekommen dieser inneren Hemmungen eingegangen. Dieser Frage kommt die größte Bedeutung zu, da gerade diese Beharrlichkeit der Ruhe einen der wichtigsten Charaktere der typisch periodischen Organe darstellt.

Ein Baum, der in den Ruhezustand übergeht, kann zunächst noch leicht zum erneuten Wachstum veranlasst werden; wir wissen auch tatsächlich, dass die Bäume in diesem Stadium, im Sommer bis Herbst, schon durch einfache Entblätterung zum neuen Treiben zu bringen sind. Sind aber die Ruheknospen einmal vollständig ausgebildet, so ist auch der Ruhezustand derart befestigt, dass nur schwierig und unter Anwendung gewaltsamer Mittel Wachstum hervorgerufen werden kann. Später werden die inneren Hemmungen allmählich beseitigt und die Treibfähigkeit der Knospen nimmt zu. Diese drei Phasen hat Johannsen als Vorruhe (abnehmende Treibfähigkeit), Mittelruhe (fehlende Treibfähigkeit) und Nachruhe (zunehmende Treibfähigkeit) bezeichnet[29]). Das Vorhanden-

28) Eine nähere Darstellung des natürlichen Verhaltens der Buche bei Klebs, 1914, S. 75 (wiedergegeben bei Lakon, 1915, S. 90).

29) Vgl. Johannsen: „Ruheperioden" (im Handwörterb. d. Naturw. VIII, S. 514—519), S. 518. — Bei dieser Gelegenheit sei darauf hingewiesen, dass die Darstellung Johannsen's an der zitierten Stelle kein klares, einheitliches Bild von den die Ruhezustände betreffenden Fragen liefert. Einige der darin ausgesprochenen

sein der Mittelruhe im Sinne Johannsen's, d. h. als fehlende Treibfähigkeit, hat Klebs in Zweifel gezogen (1914, S. 39); ich stimme darin Klebs völlig bei. Es handelt sich wohl um gradweise Unterschiede in den vorhandenen Hemmungen, die allmählich bis zu einem Maximalwert zunehmen, um dann allmählich abzunehmen. Schon die Versuche mit meinem Nährsalzverfahren (Lakon, 1912) haben doch ergeben, dass von einer fehlenden Treibfähigkeit während der Mittelruhe keine Rede sein kann. Klebs (1914) hat gezeigt, dass selbst die die schwersten Hemmungen zeigende Buche das ganze Jahr hindurch treibfähig ist. Nur die Dauer der Belichtung, welche für das Austreiben der Buche notwendig ist, ist zu den verschiedenen Jahreszeiten, je nach den vorhandenen Hemmungen, verschieden. Klebs (1914, S. 38) konnte folgende Verhältnisse feststellen:

Die für das Austreiben der Buchenknospen notwendige Beleuchtungsdauer betrug

| | | |
|---|---|---|
| Anfang September | 10 | Tage, |
| Ende September | 23 | „ , |
| Ende Oktober | 33 | „ , |
| Im November | 38—36 | „ , |
| Ende Dezember | 26 | „ , |
| Mitte Februar | 14 | „ , |
| Ende Februar | 10 | „ , |
| Anfang März | 8 | „ . |

Wir sehen also, dass die verschiedenen Ruhephasen nur durch den Umfang der vorhandenen Hemmungen gekennzeichnet sind. Wenn wir uns nunmehr fragen, welcher Natur diese Hemmungen sind, so können wir zunächst feststellen, dass sie unter den Begriff der „inneren Bedingungen" fallen. Anstatt „innere Hemmungen können wir also noch besser „für das Wachstum ungünstige innere Bedingungen" sagen. Die Natur derselben kennen wir nicht näher; wir sind vielmehr auf hypothetische Vorstellungen angewiesen, die indessen heute auf einer reellen Grundlage beruhen und für die weitere Forschung eine nicht zu unterschätzende Bedeutung besitzen. Wir haben schon früher gesehen, dass die Untersuchungen von Klebs die Annahme wahrscheinlich machen, dass die für die Entwicklung bedeutsamen Veränderungen der inneren Bedingungen in Veränderungen der Konzentrationsverhältnisse innerhalb der Zellen bestehen. Anderseits haben wir schon angenommen, dass für den Eintritt der Ruhe bei der Buche

Ansichten scheinen mir sehr angreifbar. Das gilt insbesondere von dem „die Ursachen der Ruhe" behandelnden Abschnitt. Das wenige, was über die Samenruhe gesagt wird, ist nicht glücklich gewählt. Bezüglich der Keimung der Samen von *Fraxinus excelsior*, die in dem Artikel berührt wird, scheint Johannsen meine Untersuchungen (Lakon, Zur Anatomie und Keimungsphysiologie der Eschensamen. Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. IX, 1911, S. 285—298) nicht zu kennen.

das Konzentrationsverhältnis zwischen Kohlenstoffassimilaten und Nährsalzen maßgebend ist. Klebs hat nun die Hypothese aufgestellt, dass diese Überanhäufung von organischer Substanz in den Knospen, eine Inaktivierung der Fermente zur Folge haben kann, so dass die nachträgliche Überführung dieser Reservestoffe in gebrauchsfähigen Zustand bei Herstellung günstiger äußerer Bedingungen nur langsam möglich ist. Klebs hat seine Hypothese folgendermaßen formuliert (1911, S. 47): „Eine relativ feste Ruheperiode tritt ein, wenn durch Verminderung eines oder mehrerer wesentlicher Faktoren, Temperatur, Feuchtigkeit, Nährsalzgehalt, die Wachstumstätigkeit allmählich eingeschränkt wird und bei anfangs noch fortdauernder Assimilationstätigkeit die Speicherung organischen Materials die Fermente inaktiv macht." Da die Anhäufung organischer Substanz in den Ruheknospen tatsächlich stattfindet, anderseits die Inaktivierung von Fermenten infolge der Anhäufung der Produkte ihrer Tätigkeit eine allgemeine Erscheinung ist, so ist die Hypothese wohl begründet, wenn auch der Nachweis fehlt, dass die beiden Vorgänge hier in dem besagten Zusammenhang stehen. Die beste Stütze dieser Hypothese besteht aber in der Tatsache, dass dieselbe alle mit der Periodizität in Zusammenhang stehenden Erscheinungen zu erklären vermag.

Wenn wir von der besonderen Wirkung des Lichtes bei der Bildung wachstumsfördernder Substanzen bei der Buche absehen[30]), so haben wir im allgemeinen bei den Pflanzen eine gleichsinnige Beeinflussung der Entwicklung durch die in der Natur in verschiedener Intensität anzutreffenden äußeren Faktoren, nämlich die Temperatur, das Licht, den Wassergehalt der Luft und des Bodens, und den Nährsalzgehalt des letzteren. Diese Faktoren beeinflussen jeder für sich in verschiedenem Grade das Wachstum und die wichtigen Lebensprozesse, wie die Atmung, die Assimilation, die Transpiration. Die Bedeutung des Lichtes als Hauptbedingung der Assimilation ist zwar bisher stets gewürdigt worden, doch hat man nicht daran gedacht, dass auch eine zu lebhafte Assimilation unter Umständen zu Ruhezuständen führen kann. Aus dem bisher besprochenen geht aber hervor, dass es sich hierbei nicht um die absolute Menge der Kohlensäureassimilate, sondern um das Verhältnis derselben zu den verfügbaren Nährsalzen handelt. Daraus geht hervor, welch große Bedeutung für die Entscheidung über Wachstum und Ruhe den Nährsalzen zukommt. Diese Bedeutung der Nährsalze wurde zuerst von Goebel (1893, S. 359–361) bei

30) Die Versuche von Klebs (1914b, S. 91—95) mit *Quercus pedunculata, Fraxinus excelsior, Carpinus betulus* ergaben, dass bei den beiden erstgenannten Arten das Licht keine besondere Wirkung ausübt. Nur bei der Hainbuche konnten Anzeichen einer solchen Wirkung beobachtet werden.

Wasserpflanzen erkannt und experimentell nachgewiesen. Goebel, der in seinen bekannten Werken die Abhängigkeit der Entwicklung der Pflanze von der Außenwelt stets betont hat, weist an der zitierten Stelle nach, dass die Bildung der Winterknospen bei *Myriophyllum verticillatum* vom Nährsalzgehalt des Kulturwassers abhängt. Die Pflanze geht bei Kultur in einem Gefäß ohne Erde stets zur Bildung von Winterknospen über und zwar auch zu einer Jahreszeit, in welcher sie bei Kultur mit Erde keinerlei Anstalten zur Winterknospenbildung macht. Goebel fasst die Resultate seiner Versuche treffend in einem Satze zusammen, der zugleich den richtigen Gesichtspunkt für die Beurteilung periodischer Erscheinungen abgibt; er sagt (l. c., S. 360): „Man kann also durch Hungern *Myriophyllum* zu jeder Jahreszeit zur Winterknospenbildung bringen, es ist dies die Form, in welcher die Pflanze auf ungünstige äußere Faktoren reagiert.“ Dass aber für die Bildung von Überwinterungsorganen die assimilatorische Tätigkeit notwendig ist, d. h. dass das „Hungern“ nur die anorganische Nahrung betrifft, geht aus folgender Angabe Goebel's (l. c., S. 361) hervor: „Andererseits haben Pflanzen, die an stark beschatteten Standorten wachsen, eine zu geschwächte Assimilationstätigkeit, um die — normal mit Stärke vollgepfropften — Winterknospen bilden zu können. Sie gehen dann durch die Kälte zugrunde, entweder alle oder die überwiegende Mehrzahl derselben. Es sind also zweierlei Vorgänge bei der Überwinterung unserer Wasserpflanzen zu unterscheiden, einfache Hemmung der Entwicklung und Ausbildung besonderer Überwinterungsprozesse.“ Beachtenswert ist, dass die durch Nährsalzmangel künstlich erzeugten Winterknospen ebenso wie die in der Natur gebildeten eine Ruheperiode aufweisen, die auch nach Herstellung günstiger Wachstumsbedingungen nicht zu beseitigen ist (Goebel, l. c., S. 360), was mit unseren Erfahrungen über die Ausgestaltung der inneren Bedingungen bei ausgebildeten Überwinterungsorganen in vollem Einklang steht. Für die Bäume hat zuerst Berthold (1904, S. 242) die Vermutung ausgesprochen, dass „der Mangel an Salzen in erster Linie entscheidend ist für das Aufhören des Wachstums an der Spitze“. Aber erst Klebs (1911) war es vorbehalten, die Wirkung der Nährsalze bei tropischen Pflanzen näher darzulegen. Durch meine Versuche (Lakon, 1912) wurde dann das Ergebnis der Klebs'schen Untersuchungen bestätigt und seine Gültigkeit für die einheimischen Pflanzen bewiesen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass allgemein bei den Pflanzen das Verhältnis der Assimilate zu den Nährsalzen in bezug auf Wachstum oder Ruhe entscheidend sein kann. Das für das Wachstum günstige Konzentrationsverhältnis muss für jede Pflanzenart ein bestimmtes sein. Eine Verschiebung in diesem Konzentrationsverhältnis, welche das Aufhören des Wachstums zur

Folge hat, kann auf zweifache Weise herbeigeführt werden, nämlich entweder durch die einseitige Erhöhung der Assimilate oder durch die einseitige Erniedrigung der Nährsalze. Wir können daher sehr gut verstehen, dass sowohl Erhöhung der assimilatorischen Tätigkeit durch intensive Belichtung, wie Erschöpfung des Nährsalzgehaltes des Bodens dieses Missverhältnis und somit den Ruhezustand herbeiführen kann. Anderseits ist es klar, dass die Verminderung der Lichtintensität nicht unter ein Minimum sinken darf, falls Wachstum herbeigeführt werden soll, denn auch dort, wo keine besondere Wirkung des Lichts vorliegt, ist auf die Dauer und nach Erschöpfung der Reservestoffe für die Bildung der für das Wachstum notwendigen organischen Baumaterialien eine gewisse assimilatorische Tätigkeit Vorbedingung (vgl. das über *Albizzia* gesagte, S. 426). Sehr bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die schon erwähnte (S. 428) Tatsache, dass das Verhältnis einer Pflanze zu der gleichen Lichtmenge je nach der Nährsalzzufuhr sich ändern kann.

Wenn wir uns jetzt fragen, welche Umstände die Nährsalzzufuhr beeinflussen, so können wir feststellen, dass hierbei — abgesehen von den Veränderungen des Bodens, seiner Erschöpfung durch die Tätigkeit der betreffenden Pflanze selbst oder ihrer Konkurrenten — auch andere Prozesse von Einfluss sein können, wie z. B. die Transpiration, welche ihrerseits von der Temperatur, vom Licht, von der Luftfeuchtigkeit und von der Luftbewegung abhängt. Der Nährsalzgenuss eines bestimmten Vegetationspunktes hängt aber anderseits ab von dem Verbrauch der Nährsalze an anderen Stellen des Pflanzenkörpers, nämlich an den übrigen Vegetationspunkten oder am Kambium; d. h. er wird durch die Konkurrenz mit anderen Verbrauchszentren reguliert.

Die Anhäufung von Assimilaten hängt ebenso nicht nur von der Intensität der Assimilation ab (unveränderter $CO_2$-Gehalt der Luft vorausgesetzt), sondern auch von der Höhe des Verbrauchs, besonders von der Intensität der Atmung, die gleichfalls ihrerseits von den Außenbedingungen beeinflusst wird, wie z. B. durch die Temperatur, den Wassergehalt u. s. w. Die genaue Verkettung aller dieser Einzelprozesse kann man kaum in jedem Einzelfall verfolgen, allein das Resultat, d. h. das Konzentrationsverhältnis der Assimilate zu den Nährsalzen können wir auf Grund von Versuchen doch ungefähr einschätzen. Denn, wenn die verschiedenen Versuchspflanzen Klebs' je nach der willkürlich regulierten Nährsalzmenge zum Wachstum oder zur Ruhe gebracht werden, so muss eben die Nährsalzmenge den Ausschlag gegeben haben[31]). So sahen

31) Die Bedeutung der Nährsalze für die Periodizität ist durch die neueren Versuche von Klebs vollständig sichergestellt. Eine Zurückweisung der Einwände von Jost bei Lakon, 1913, S. 47, Anm., und Klebs, 1915, S. 789ff.

wir (S. 427), dass *Sterculia macrophylla* in einem Topf mit begrenzter Erdmenge im Laufe der Jahre immer längere Ruheperioden aufwies. *Pithecolobium Saman* (S. 427) konnte durch künstliche Regulierung der Nährsalze jederzeit willkürlich zum Wachstum oder zur Ruhe überführt werden. Der Lichtfaktor und demnach auch die Intensität der Assimilation blieb dabei unverändert.

Die Festigkeit der Ruhe der typischen Ruheorgane haben wir vorhin nach der Hypothese von Klebs mit einer infolge der Anhäufung der Assimilate eintretenden Inaktivierung der Fermente in Zusammenhang gebracht. Es ist klar, dass diese Festigkeit desto größer ist, je länger die Bedingungen, welche die Anhäufung verursachen, eingewirkt haben. Nachdem die Anhäufung der Assimilate durch das Aufhören der Assimilation — und zwar entweder infolge ungenügenden Lichtgenusses, oder durch das Eingreifen anderer, den Prozess beeinträchtigender Faktoren (z. B. zu niedrige Temperatur), oder durch das Absterben bezw. Abfallen der Blätter bezw. den Verlust ihrer assimilatorischen Fähigkeit — beendigt wird, verfügen die Ruheorgane nur über Stoffe in nicht oder nur schwer diffusionsfähiger Form, so dass die einfache Herstellung günstiger Wachstumsbedingungen keinesfalls sofortiges Austreiben herbeiführen kann. Auf diese Weise verstehen wir, warum bei schon ausgebildeten Ruheknospen oder sonstigen Ruheorganen die Ruhe schwer zu beseitigen ist. Während der Ruheperiode, wo die Atmungsprozesse und sonstige innere Umwandlungen weiter gehen, findet eine allmähliche Aktivierung der Fermente statt, welche die Überführung der Reservestoffe in die gebrauchsfähige Form ermöglichen. Deswegen ist bei der „Nachruhe“ ähnlich wie bei der „Vorruhe“ das Austreiben leichter als während der „Mittelruhe“. Während der „Mittelruhe“ ist für das Austreiben eine künstliche Erhöhung der fermentativen Tätigkeit notwendig. Darin können wir in Übereinstimmung mit Klebs (1911, S. 47) die Wirkung der verschiedenen Frühtreibeverfahren erblicken. Sie wirken katalytisch, d. h. sie beschleunigen den Prozess, der sonst nur langsam vor sich geht.

Diese Verhältnisse haben nicht nur für die Ruheknospen, sondern auch für die übrigen pflanzlichen Ruheorgane Gültigkeit. Wir haben in der Tat gesehen (S. 413), dass nach Klebs die Ruheperiode der Kartoffel erst mit fortschreitender Reife eintritt, also erst wenn eine Überanhäufung von Assimilaten stattgefunden hat. Unreife Kartoffeln sind in der Lage, sofort auszukeimen. Ein besonders lehrreiches Beispiel liefern die von Klebs (1913, S. 33) untersuchten Knollen von *Crepis bulbosa*. Diese Pflanze, welche auf den trockenen Kalkhügeln Südfrankreichs lebt, verbringt die heiße Sommerzeit im Ruhezustand, in Form von Knollen. Bei der Kultur im Garten auf feuchtem, nährsalzreichem Boden wächst die Pflanze den ganzen

Sommer hindurch üppig fort unter Bildung unterirdischer Rhizome. In Buitenzorg wuchs die Pflanze ebenso während der Wintermonate ungestört weiter. Aber auch in unserem Winter gelang es Klebs bei geeigneter Kultur im Gewächshaus unter öfterer Erneuerung der Erde die Pflanze zu fortdauerndem Wachstum in Form von Rhizomen ohne jegliche Knollenbildung zu veranlassen. Die Knollenbildung tritt aber zu jeder Zeit ein, sobald man die Pflanze in einen nährsalzarmen Sandboden versetzt oder in einem kleinen Topf mit begrenzter Erdmenge kultiviert. Auch Trockenheit des Bodens hat die gleiche Wirkung durch Verminderung der Nährsalzaufnahme. Die Bildung der Ruheorgane, der Knollen, tritt also auch hier ein, sobald durch Einschränkung der Nährsalzzufuhr bei fortschreitender Assimilation eine Anhäufung von Assimilaten (im vorliegenden Falle von Inulin) stattfindet. Mit der Zunahme der Konzentration des Inulins in den in der Bildung begriffenen Knollen, nimmt auch die Festigkeit der Ruhe der letzteren zu, so dass die Konstellation der äußeren Bedingungen, welche die unreifen Knollen zum Auskeimen veranlasst, bei den vollständig ausgebildeten, reifen Knollen als unwirksam sich erweist. — Aber auch bei Samen haben wir es vielfach mit analogen Erscheinungen zu tun. Während bei den meisten Samenarten ein sofortiges Auskeimen möglich ist, zeigen einige Arten eine deutliche Ruheperiode, welche durch die Erscheinung des Keimverzuges zutage tritt. Durch die „Nachreife" tritt vielfach eine allmähliche Aufhebung des Keimverzuges ein. Aber auch während der Zeit, in welcher der Same die Erscheinung des Keimverzuges zeigt, ist die Keimung durch Anwendung bestimmter äußerer Bedingungen in vielen Fällen erzwungen worden. Viele der Mittel, die sich in diesem Sinne als wirksam erwiesen haben, wie gesteigerte Temperatur oder Frost, Austrocknen, Licht, Nährsalzlösungen, erhöhte Sauerstoffpressung, Säuren, Enzyme, üben auch auf die Ruheknospen eine triebfördernde Wirkung aus. Es handelt sich hierbei um katalytische Wirkungen, welche die Abvorgänge fördern[32]).

Überblicken wir all die besprochenen Tatsachen und daran angeknüpften theoretischen Erwägungen, so gelangen wir zu dem Schluss, dass die von uns befolgte Anschauung Klebs' ein einheitliches Bild von den bei der jährlichen Periodizität obwaltenden Verhältnissen zu liefern vermag.

Sämtliche Einzelerscheinungen der Periodizität, die wir in den früheren Kapiteln eingehend behandelt haben, erscheinen uns im großen und ganzen durchaus verständlich, wenngleich viele Punkte der weiteren Aufklärung bedürfen. Die „inneren Gründe", diese geheimnisvollen Kräfte, welche doch nur ein kümmerliches Über-

32) Näheres darüber mit ausführlichen Literaturangaben bei Lakon (1914b).

bleibsel vitalistischer Betrachtungsweise darstellen, verschwinden. Neue Bahnen werden der Forschung gewiesen. Wir brauchen uns jedenfalls heute nicht wie frühere Forscher darüber zu wundern, dass auch bei tropischen Pflanzen periodische Erscheinungen auftreten, dass dort vielfach die einzelnen Zweige ein und desselben Baumes Verschiedenheiten aufweisen oder dass jüngere Individuen anders sich verhalten als ältere. Die Nährsalzversorgung der verschiedenen Vegetationspunkte eines älteren, mit einer umfangreichen Krone versehenen Baumes, gestaltet sich viel schwieriger und ungleichmäßiger als die eines jungen, kleinen Individuums.

Nachdem wir oben gesehen haben, dass für das kontinuierliche Wachstum ein bestimmtes, optimales Verhältnis der Außenfaktoren notwendig ist, erscheint uns das periodische Verhalten tropischer Pflanzen keinesfalls unverständlich. Da selbst kleine quantitative Änderungen in der Zusammensetzung der Außenwelt das Wachstum beeinflussen können, so müssen wir auch geringeren Schwankungen eine gewisse Bedeutung beimessen. Abgesehen vom Bodenfaktor, der bisher gar nicht berücksichtigt worden ist, sind auch die anderen Lebensbedingungen in den Tropen gewissen Schwankungen unterworfen. Simon hat, wie wir schon früher gesehen haben (S. 422), hervorgehoben, dass in Buitenzorg weder die Größe der Niederschläge, noch die Beleuchtung über das ganze Jahr gleichmäßig verteilt sind. Diese Schwankungen können schon deswegen besonders wirksam sein, weil sie vereint wirken; die intensivste Insolation fällt mit der Trockenperiode zusammen. Das muss sowohl das Wachstum selbst wie auch die Anhäufung von Assimilaten beeinflussen. Klebs (1915, S. 788) hat schon die Frage aufgeworfen, „ob nicht in den Tropen, z. B. in Buitenzorg, zu gewissen Zeiten auch die C-Assimilation mancher Baumarten zu intensiv werden kann, so dass diese wie unsere Buchen deshalb eine Zeitlang ruhen müssen". Diese Frage lässt sich heute nicht beantworten. Da aber, wie aus den schon besprochenen Versuchen von Klebs hervorgeht, die tropischen Pflanzen die Fähigkeit zu ununterbrochenem Wachstum besitzen, so müssen wir den Schluss ziehen, dass die betreffenden Pflanzen keinesfalls im Genuss einer optimalen Kombination der Außenbedingungen sich befinden. Hierbei ist es im Prinzip gleichgültig, ob dieses Verhältnis das ganze Jahr hindurch besteht oder Schwankungen unterworfen ist. Denn wie wir früher hervorgehoben haben, schließt die Konstanz der Außenwelt keineswegs das Zustandekommen einer Periodizität aus, wenn eben diese Kombination keine optimale ist. Wir können geradezu sagen, dass die Außenwelt in bezug auf das Wachstum einer bestimmten Pflanzenart nur dann optimal ist, wenn sie keinerlei Hemmungen und demnach auch keine Ruhe

herbeiführt. Ich möchte den Satz aufstellen, dass die ersten Anfänge der Speicherung von organischer Substanz das erste Zeichen der Wachstumshemmungen und demnach auch der Disharmonie zwischen der Pflanze und ihrer Außenwelt darstellen. Bei optimalen Wachstumsbedingungen müssen die von der Pflanze aufgenommenen Nährstoffe restlos verkonsumiert werden. Die Disharmonie zwischen der Pflanze und der Außenwelt bezieht sich aber nicht auf das Gesamtleben der Pflanze, sondern nur auf das vegetative Wachstum, welches mit den Prozessen der Nahrungsaufnahme nicht gleichen Schritt halten kann. Konstellationen der Außenwelt, welche dagegen sämtliche Prozesse unmöglich machen oder das Wachstum an sich fördern, aber die Nahrungsaufnahme sistieren, haben schließlich im Gegensatz dazu den Tod zur Folge.

Wenn wir bei einer bestimmten Art den Ursachen der Periodizität nachgehen wollen, so müssen wir diese Art einer genauen Prüfung unterwerfen, um ihr Verhältnis zur Außenwelt festzustellen, wie es Klebs in seinen vorbildlichen Untersuchungen mit der Buche getan hat. Die an einzelnen Arten gewonnenen Resultate können wir allgemein dazu verwenden, um uns dem Verständnis des natürlichen Verhaltens der Pflanzen überhaupt näher zu bringen. Das Problem der Periodizität ist aber zu sehr mit den gegenwärtig nur unvollkommen ergründeten innersten Vorgängen des Pflanzenlebens verknüpft, als dass es mit einem Schlage im vollen Umfange gelöst werden kann. Wir sind aber heute im Besitz der unerschütterlichen Basis des Zukunftsgebäudes; sie besteht in der Erkenntnis, dass die Periodizität, wie die Entwicklung der Pflanze überhaupt nur unter der Mitwirkung der Außenwelt zustande kommen kann.

## Literatur.


Askenasy, E. 1877: Über die jährliche Periode der Knospen. Bot. Ztg.

Berthold, G. 1904: Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Bd. II, 1. Teil. Leipzig.

Burgerstein, A. 1911: Fortschritte in der Technik des Treibens der Pflanzen. Progr. rer. Botan., IV, S. 1—26.

Dingler, H. 1905: Versuche und Gedanken zum herbstlichen Laubfall. Ber. Deutsch. Botan. Ges., Bd. 23, S. 463—475.

— 1906: Über das herbstliche Absterben des Laubes von *Carpinus Betulus* an geschneidelten Bäumen. Ebenda Bd. 24, S. 17—22.

— 1911: Versuche über die Periodizität einiger Holzgewächse in den Tropen. Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl., S. 127—143.

Goebel, K. 1893: Pflanzenbiologische Schilderungen. 2. Bd. Marburg.

— 1915: Organographie der Pflanzen. 2. Aufl., 2. Teil, 1. Heft. Fischer, Jena.

Hildebrand, Fr. 1881: Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwicklung Engler's botan. Jahrb. Bd. II, S. 51—135 (ausführl. Refer. Botan. Centralbl. Bd. 11, S. 300—307).

Howard, W. 1906: Untersuchung über die Winterruheperiode der Pflanzen. Dissert. Halle.

Jesenko, Fr. 1911: Einige neue Verfahren, die Ruheperiode der Holzgewächse abzukürzen. Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. 29, S. 273—284.

— 1912: Desgl. Ebenda Bd. 30, S. 81—93.

— 1912: Über das Austreiben im Sommer entblätterter Bäume und Sträucher. Ebenda Bd. 30, S. 226—232.

Johannsen, W. 1900, 1906: Das Ätherverfahren beim Frühtreiben u. s. w. Fischer, Jena 1900, 2. Aufl. 1906.

Kamerling, Z. 1913: Zur Frage des periodischen Laubabfalles in den Tropen. Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. 31, S. 324—333.

Karsten, G. 1915: Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. Zeitschr. f. Bot. VII, S. 1—34.

Klebs, G. 1896: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Fischer, Jena.

— 1899: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta*. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 33.

— 1900a: Desgl. III. Allgemeine Betrachtungen. Ebenda Bd. 35.

— 1900b: Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. 18.

— 1903: Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Fischer, Jena.

— 1904: Probleme der Entwicklung. Biol. Centralbl. Bd. 24.

— 1911: Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., 23. Abh.

— 1912: Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Centralbl. Bd. 32, S. 257—285.

— 1913: Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., 5. Abh.

— 1914a: Fortpflanzungsphysiologie. Handwörterb. d. Naturw. IV, S. 276—296.

— 1914b: Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., 3. Abh.

— 1915: Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 56, S. 734—792.

Kniep, H. 1913: Nastien. Handwörterb. d. Naturw. VIII, S. 281—315.

Koorders, S. H. 1898: Biologische Notiz über immergrüne und periodisch laubabwerfende Bäume in Java. Forstl. naturw. Zeitschr. Bd. 7, S. 357—373.

Koorders und Valeton, Bidrage tot de kennis der boomsoorten op Java. Bd. 1—12, 1894—1900.

Küster, E. 1913a: Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Fischer, Jena.

— 1913b: Über die Entstehung Liesegang'scher Zonen in kolloidalen Medien. Sitz.-Ber. Niederrh. Ges. Natur- u. Heilk. Bonn. Naturw. Abt., S. 1—11.

Lakon, G. 1907: Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei *Coprinus*. Annales Mycol. Bd. 5, S. 155—176.

— 1912: Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Ein neues Frühtreibeverfahren. Zeitschr. f. Botan. Bd. 4, S. 561—582.

— 1913: Neuere Beiträge zur Frage der jährlichen Periodizität der Pflanzen, insbesondere der Holzgewächse. Naturw. Zeitschr. Forst- u. Landw. Bd. 11, S. 28—48.

— 1914a: Über einige Abweichungen im herbstlichen Laubfall und ihre Natur. Biol. Centralbl. Bd. 34, S. 161—170.

Lakon, G. 1914b: Die neuen Forschungsergebnisse auf dem Gebiete der Samenkeimung. Die Naturw. Bd. 2, S. 966—970.

— 1915: Die Frage der jährlichen Periodizität der Pflanzen im Lichte der neuesten Forschung. Naturw. Zeitschr. Forst- u. Landw. Bd. 13, S. 85—101.

Magnus, W. 1913: Der physiologische Atavismus unserer Eichen und Buchen. Biol. Centralbl. Bd. 33, S. 309—337.

Molisch, H. 1908: Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben (Warmbadmethode). Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 117.

— 1909: Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Fischer, Jena.

— 1912: Über das Treiben von Pflanzen mittels Radium. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. 121, I. Abt.

Munk, M. 1912a: Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. Centralbl. f. Bakter. II. Bd. 32, S. 353—375.

— 1912b: Über die Bedingungen der Koremienbildung bei *Penicillium*. Mycol. Centralbl. Bd. I, S. 387.

— 1914: Theoretische Betrachtungen über die Ursachen der Periodizität, daran anschließend: weitere Untersuchungen über die Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. Biol. Centralbl. Bd. 34, S. 621—641.

Pfeffer, W. 1904: Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. 2.

— 1907: Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl. Bd. 30, S. 259—472.

— 1911: Der Einfluss mechanischer Hemmung und Belastung auf die Schlafbewegungen. Ebenda Bd. 34.

Schellenberg, H. C. 1915: Zur Kenntnis der Winterruhe in den Zweigen einiger Hexenbesen. Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. 33, S. 118—126.

Schimper, A. F. W. 1898: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Fischer, Jena.

Schmid, B. 1901: Über die Ruheperiode der Kartoffelknollen. Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. 19, S. 76—85.

Simon, S. V. 1914: Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 54, S. 71—187.

Smith, A. M. 1909: On the internal temperature of leaves in tropical insolation etc. Ann. Bot. Gard. Peradeniya Bd. 4, S. 229—298.

Späth, H. 1912: Der Johannistrieb. Ein Beitrag zur Kenntnis der Periodizität u. s. w. Parey, Berlin.

Stoppel, R. 1910: Über den Einfluss des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Zeitschr. f. Botan. Bd. 2, S. 369—453.

— 1912: Über die Bewegungen der Blätter von *Phaseolus* bei Konstanz der Außenbedingungen. Ber. Deutsch. Botan. Ges. Bd. 30, S. (29)—(35).

Stoppel und Kniep. 1911: Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. Zeitschr. f. Botan. Bd. 3, S. 369—399.

Volkens, G. 1896: Über die Bedeutung des Kilimandscharo für den Gartenbau. Gartenflora.

— 1912: Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. Borntträger, Berlin.

Weber, Fr. 1911: Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospen, bezw. Injektion derselben mit Wasser (Verletzungsmethode). Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. 120, Abt. I.

Wright, H. 1905: Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon. Ann. Bot. Gard. Peradeniya. II.

# Die zentrale Lokalisation des Gleichgewichtssinnes der Fische.

Von diplom. Tierarzt **Ludwig Reisinger**,
Assistent an der Tierärztlichen Hochschule in Wien.

Obwohl zahlreiche Versuche zur Erforschung der Funktionen des Kleinhirns, als dem statischen Zentralorgan der Säugetiere, unternommen wurden, so fand sich außer Steiner kein Forscher, der das Thema bei den Fischen einer experimentellen Untersuchung wert gefunden hätte. Und doch liegt es nahe, dass gerade diese Wirbeltiere in ihrem labilen Bewegungsmedium einer besonderen nervösen Regulierung ihres Gleichgewichtes bedürfen. Um zu entscheiden, welche Teile des Zentralnervensystems der Fische an der Gleichgewichtserhaltung beteiligt sind, ist die Exstirpation bestimmter Hirnpartien notwendig, wie sie bereits Steiner ausführte, welcher jedoch fand, dass die Resektion des Kleinhirns im Gegensatz zu den Säugetieren bei Fischen symptomlos verläuft, eine Behauptung, der man nicht ohne weiteres beistimmen kann, wie aus den folgenden Versuchen zu ersehen sein wird.

Ich benützte zu meinen Untersuchungen ungefähr 10—15 cm lange Barsche, welche Fische sich ihrer Widerstandskraft wegen besonders für erheblichere Eingriffe eignen. Einem Exemplar wurde mittels einer krummen Schere die Schädeldecke abgetragen und das Kleinhirn freigelegt, welches als unpaares, kugeliges Gebilde, hinter dem paaren Mittelhirn liegend, sofort zu erkennen ist. Das Kleinhirn wurde sodann mit der Pinzette abgetragen, wobei die Blutung nur gering war. In den Behälter verbracht, ließen sich neben erhöhter Reflexerregbarkeit sofort Ausfallserscheinungen feststellen. Auffallend sind die nach abwärts verdrehten Augen, sowie die große Unruhe des Fisches. Verhält er sich ruhig, so schwimmt er vorerst auf der Seite, sucht dann die normale Lage einzunehmen, schwankt jedoch bei der Fortbewegung bald nach links oder rechts, welche Gleichgewichtsstörung bei schnellem Schwimmen deutlicher hervortritt. Manchmal dreht sich der Fisch sogar um seine Längsachse, wie es ein später operiertes Exemplar beim Schwimmen kontinuierlich tat. Später nahm der Fisch in der Ruhe eine seitlich geneigte Stellung ein. Die beobachteten Störungen sind nicht auf die Wunde zurückzuführen, da der Fisch versuchsweise nach Eröffnung des Schädels in den Behälter gesetzt wurde, woselbst er in normaler Weise schwamm. Erst nach Entfernung des Kleinhirns traten die beschriebenen Störungen in Erscheinung. Besonders charakteristisch für den kleinhirnlosen Fisch ist die bereits erwähnte Unruhe; während der normale Kontrollfisch auf einer Stelle verharrt und nur von Zeit zu Zeit dieselbe wechselt, ist das Versuchstier nahezu immer in Bewegung. Dieses Verhalten steht im auf-

fallenden Gegensatz zu dem der kleinhirnlosen Säuger, welche — nach den Ausführungen Munk's[1]) — längere Zeit nach der Operation jegliche Bewegung zu vermeiden trachten. Das gegensätzliche Verhalten der Fische dürfte seinen Grund in deren labilen Bewegungsmedium haben. Während die Säuger, festen Boden unter sich habend, in Ruhe verharren können, ist der kleinhirnlose Fisch gezwungen, Bewegungen zu machen, um in annähernd normaler Stellung verharren zu können.

Um zu kontrollieren, ob auch Verletzung oder Exstirpation anderer Hirnpartien die gleichen Symptome verursacht, wurde bei einem zweiten Exemplar das Vorderhirn entfernt. Trotz dieses Eingriffes schwamm der Fisch ohne irgendwelche Gleichgewichtsstörung zu zeigen. Hierauf wurde das Mittelhirn abgetragen, was zur Folge hatte, dass der im Wasser befindliche Fisch auf der rechten Seite liegen blieb, den Körper ebenfalls nach rechts verkrümmt. Die Augen wurden, im Gegensatz zu den Beobachtungen an kleinhirnlosen Fischen, nicht verdreht. Nachdem sich das Tier von dem Eingriff erholt hatte, schwamm es anfangs auf der rechten Seite, später dauernd mit nach abwärts gekehrtem Rücken, wobei wieder die Unruhe besonders auffällig war. Der bei den normalen Fischen prompt reagierende Farbenwechsel war anfangs sistiert, da die dunklen Querbinden auch dann nicht verschwanden, wenn der Fischbehälter auf hellen Grund gestellt wurde. Der Fisch lebte noch 2 Tage nach der Exstirpation des Vorder- und Mittelhirns.

Einem dritten Exemplar wurde nur die linke Hälfte des Mittelhirns entfernt. In den Behälter verbracht, schwamm der Fisch anfangs auf der Seite oder dem Rücken, wie das Exemplar, dem das ganze Mittelhirn entfernt wurde. Nach einiger Zeit stellte sich der Versuchsfisch, dem nur die linke Hälfte des Mesencephalons fehlte, senkrecht mit dem Kopf nach aufwärts, welche Stellung er während der Ruhe immer beibehielt. Beim Schwimmen nahm er eine schräge Haltung ein, ohne bei der Fortbewegung auf die Seite zu fallen. Am nächsten Tag lag der Fisch meistens auf der Seite, beim Schwimmen nahm er jedoch die schräge Stellung wieder ein. Nach Entfernung der zweiten Hälfte des Mittelhirns schwamm dieses Exemplar, so wie das vorhin angeführte, mit dem Rücken nach abwärts, stand jedoch im Gegensatz zu jenem bald nach dem zweiten Eingriff um. Sehr ausgeprägte Ausfallserscheinungen zeigte das vierte Exemplar, dem wieder das Kleinhirn entfernt wurde. Während der Ruhe lag der Fisch auf der Seite, bot also in diesem Zustand keinen wesentlichen Unterschied im Vergleich mit den vor ihm beobachteten Tieren. Bei der Fortbewegung suchte er die nor-

1) Munk, Über die Funktionen des Kleinhirns. Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissenschaften, 1906.

male Lage einzunehmen, wobei er kontinuierlich rotierende Bewegungen nach links um die Längsachse des Körpers ausführte. Diese Art der Bewegung war so konstant, dass sie auch am zweiten Tag nach der Operation noch vorhanden war. Um die Folgen der gleichzeitigen Exstirpation des Kleinhirns und des Mittelhirns zu studieren, wurde dem kleinhirnlosen Fisch noch das ganze Mesencephalon entfernt. Nach diesem Eingriff schwamm der Fisch — so wie die anderen des Mittelhirns beraubten Exemplare — nur mehr auf der Seite.

Im folgenden sollen die übereinstimmenden Ausfallserscheinungen nach Exstirpation verschiedener Teile des Fischhirns zusammengefasst werden, um dermaßen genau den zentralen Mechanismus des statischen Sinnes der Fische festzustellen. Es wurde beobachtet, dass die Entfernung des Vorderhirns überhaupt keine Ausfallserscheinungen zeitigt. Die Exstirpation einer Hemisphäre, insbesondere aber des ganzen Mittelhirns, hat die schwersten Gleichgewichtsstörungen zur Folge; die Fische schwimmen dauernd auf der Seite oder mit nach aufwärts gekehrtem Bauch. Im Hinblick auf diese schweren Ausfallserscheinungen sind die Folgen der Kleinhirnexstirpation geringer zu bewerten. Die Fische zeigen dauernde Unsicherheit der Bewegung, Schwanken und Rollen während derselben, ohne jedoch jeglichen Gefühls für die normale Stellung zu entbehren, wie aus den Versuchen, in diese während der Bewegung zurückzukehren, hervorgeht.

Auf Grund dieser Ausführungen ist somit ersichtlich, dass die schwersten Störungen des Gleichgewichtes nach Entfernung des Mittelhirns zu beobachten sind, während nach Kleinhirnexstirpation nur im Bereiche der Energie und Koordination der Einzelbewegungen Ausfallserscheinungen zu verzeichnen sind. Diese Auffassung stimmt auch mit den Beobachtungen an kleinhirnlosen Säugetieren überein, welchen zufolge Munk das Kleinhirn als ein Hilfs- und Verstärkungssystem des Cerebrospinalsystems auffasst. Die feinere Art der Gleichgewichtserhaltung beim Sitzen, Gehen, Stehen und dergleichen hängt nach ihm vom Funktionieren des Kleinhirns ab. Dasselbe gilt für das Kleinhirn der Fische, welchem die feine Regulierung der Bewegungen obliegt, während das Zentrum der groben Gleichgewichtseinstellung im Mesencephalon zu suchen ist. Diese Annahme der Kleinhirnfunktion bei Fischen steht auch im Einklang mit den, allgemeine Geltung beanspruchenden Ausführungen Edinger's[2]), nach welchem das Kleinhirn das Organ des Statotonus ist, das ist derjenigen zusammengeordneten und unter dem Einflusse der Schwerkraft ständig wechselnden Muskelspannung,

2) Edinger, Über das Kleinhirn und den Statotonus. Zentralblatt für Physiologie, 1912.

die erforderlich ist, um neben und innerhalb der Bewegung Gang, Haltung u. s. w. zu sichern. Das Kleinhirn der Fische muss also ebenso wie das der Säuger als das Organ des Statotonus betrachtet werden, im Gegensatz zu Franz[3]), der in ihm den Sitz des Gedächtnisses der Fische vermutet.

## Über den Zusammenhang der Energien in der belebten Natur.

Von Ferdinand Röder (Wien).

Die letzte zusammenfassende Rede über das Leben wurde von Professor Schäfer zur Eröffnung der „British Association for the Advancement of Science" gehalten. Sie beginnt mit dem Bekenntnis, dass wir bis heute keine Definition des Lebens besitzen. Er selbst habe um so weniger Neigung mit dieser Aufgabe zu ringen, als neue Fortschritte unseres Wissens auf die Möglichkeit einer minder scharfen Trennung zwischen belebter und unbelebter Materie hingewiesen haben, so dass sich die Schwierigkeiten, eine erschöpfende Definition zu finden, entsprechend vergrößert haben.

Ich kann dem Verzicht des englischen Physiologen um so weniger zustimmen, als ich gerade in dem genannten Umstande eine Erleichterung erblicken muss. Denn je größer das Gebiet der Ähnlichkeiten wird, um so mehr engt sich das Gebiet der Verschiedenheit ein und damit die Zahl der Instanzen, die das Lebendige von dem Leblosen unterscheiden. Je kleiner aber die Zahl dieser Instanzen ist, desto erschöpfender wird die Definition sein können.

Wenn es also der neueren Forschung gelungen ist, einzelne Lebenserscheinungen nachzuahmen, wenn die Bewegung der Amöbe der Form nach dadurch wiedergegeben werden kann, dass man einen Tropfen Olivenöl, das eine Spur freier Fettsäure enthält, auf eine $^1/_2$—2%ige Lösung von $Na_2CO_3$ bringt, wenn die Niederschlagsmembran aus Ferrocyankupfer hinsichtlich Permeabilität und Erzeugung eines starken osmotischen Drucks gleiche Eigenschaften aufweist wie die Hautschicht des Protoplasmas, wenn Wachstum und Teilung künstlicher Kolloide in geeignetem Medium merkwürdige Ähnlichkeit mit den Erscheinungen von Wachstum und Teilung lebender Organismen zeigt, wenn sogar die Karyokinese mit einer Lösung von Kochsalz, die Kohlenpartikel suspendiert enthält, nachgeahmt werden kann, indem sich diese in ihrer Abhängig-

3) Franz, Das Kleinhirn der Knochenfische. Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anat. u. Ontog., 1912.

keit vom Elektrolyten wie die Chromatinpartikel in einem sich teilenden Zellkern verhalten, so bedeutet dies doch nur, dass dieselben Beziehungen zwischen chemischer Energie und einer anderen Energieart, die in der belebten Natur bestehen, bei geeigneter Wahl der chemischen Substanzen auch in der unbelebten Natur in gleicher Weise zum Ausdruck gelangen können. Der Unterschied ist dann eben der, dass die lebendige Substanz alle die genannten und noch andere Energiebeziehungen in sich vereinigt, während die angeführten Substanzen ebenso wie die leblosen Maschinen immer nur eine der bezüglichen Energieumwandlungen zum Ausdruck bringen. Man könnte diese Eigenschaft der lebendigen Substanz nach einem der Chemie entlehnten Bilde als die Mehrwertigkeit der chemischen Energie der belebten Materie bezeichnen. Würde man uns etwa eine Materie zeigen, die außer amöboider Bewegung eine semipermeable Membran, Wachstum und Kernteilungsfigur aufwiese, so würde es uns sicher wesentlich schwerer fallen sie als unbelebt anzusehen.

Einen zweiten Unterschied entnehmen wir der Entwicklungsmechanik. Sie zeigt uns den Einfluss der Schwere, der Bewegungsenergie und der Oberflächenenergie auf lebende chemische Systeme. Hatten wir vorher die Abhängigkeit der Raumenergien von der chemischen Energie, so haben wir jetzt die Abhängigkeit der chemischen Energie von Energien des Raumes vor uns. Die Bedeutung dieser Tatsache scheint nicht in vollem Umfange gewürdigt zu werden. Physik und Chemie weisen keine analogen Erscheinungen auf. Dies wird uns um so weniger befremden und um so mehr verständlich, als wir gerade das Vorhandensein von Analoga für gewisse Lebenserscheinungen an das Vorhandensein geeigneter chemischer Substanzen gebunden fanden. Das Fehlen von Analoga für gewisse andere Lebenserscheinungen muss daher auf das Fehlen derartiger Substanzen bezogen werden, die geeignet wären, die entsprechenden Energieumwandlungen zum Ausdruck zu bringen, sei es, dass diese Substanzen bis heute nicht aufgefunden wurden, oder dass solche in der unbelebten Natur überhaupt nicht existieren. Denn so wenig befriedigend die Ansicht der einen ist, die die Lücke, welche die physikalisch-chemische Erklärung übrig lässt, durch ein unfruchtbares X oder U auszufüllen suchen, so wenig berechtigt ist die Neigung der andern, die Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen in den Rahmen des Bildes zu pressen, das das geläufige Tatsachenmaterial der anorganischen Wissenschaften vorgezeichnet hat. Der Rahmen, der Belebtes wie Unbelebtes umfassen soll, muss durch Gesetze größter Allgemeinheit, d. s. die Beziehungen der Energien zueinander, dargestellt werden, nicht aber durch die besondere Form, in welcher diese in einem Teil des Weltganzen erscheinen. Mit der Beziehung ist das Maß ihres

Ausdruckes noch nicht gegeben. Und wie ein gerechter Richter an Verschiedenes nicht den gleichen Maßstab anlegt, so hat auch die Natur Ungleiches nicht mit gleichem Maße bemessen. Das Beispiel der Schwere wird dies erläutern.

Bereits im Anfang des vorigen Jahrhunderts ist die Frage nach dem Einfluss der Schwere auf chemische Systeme aufgeworfen worden. Gay Lussac stellte dann Versuche darüber an, ob eine Salzlösung unter dem Einfluss der Schwerkraft in einer vertikalen 2 m langen Säule am unteren Ende eine andere Konzentration annehme als am oberen Ende. Er erhielt ein negatives Resultat. Gouy und Chaperon haben dieses Ergebnis später aufgeklärt, indem sie thermodynamisch den Einfluss der Gravitation auf die Konzentration aus der Änderung der Dichte mit der Konzentration berechneten und denselben so klein fanden, dass seine experimentelle Feststellung nicht ausführbar ist. In der unbelebten Natur kommt also diese Beziehung nicht zum Ausdruck. Anders in der belebten Natur. Hier sehen wir, dass bereits minimalste Potentialdifferenzen der Schwere ihre Wirkung äußern können So vermögen sie in dem undifferenzierten, sich furchenden Froschei die chemische Differenzierung, die Lage der Spindel zu bestimmen. Durch Kompensation der Schwere durch Bewegungsenergie wird diese Einwirkung aufgehoben und dadurch die Teilungsebene verlagert (vgl. die Arbeiten von Pflüger und Roux). Wir finden also, dass in der belebten Natur schon die geringsten Potentialunterschiede dieser Energie des Raumes imstande sind, sinnfällige Änderungen der chemischen Energie zu erzeugen, während in der unbelebten Natur diese Beziehung nicht entwickelt ist.

Verallgemeinernd könnten wir sagen, dass die räumlich zusammenhängenden, zur Materie vereinigten Energien, die im Anorganischen zum größten Teil unabhängig voneinander erscheinen, ein Phänomen, das unter dem Namen der Superposition der Energien bekannt ist, in der belebten Materie in innige, gleichmäßige Beziehung zueinander treten. Den Ausdruck dieses allseitigen, ebenmäßigen Zusammenhanges könnten wir demnach als Leben bezeichnen. Diese Definition kann uns einesteils als Führer dienen, um den einzelnen in Betracht kommenden Beziehungen nachzugehen, anderesteils wird sie bei Nachweis einer solchen Beziehung selbst eine wesentliche Stütze erhalten.

Aus der Physiologie der Pflanzen wissen wir, dass bei ihnen Wachstum nur erfolgt, wenn die Zellen einen gewissen Turgor besitzen, d. h. unter einem nicht zu niedrigen hydrostatischen Druck stehen. Veränderungen des Zellenturgors durch Veränderungen der Wasserbewegung infolge geänderter Transpiration rufen nicht nur Veränderungen der Pflanzenform und des inneren Baues, sondern auch der chemischen Zusammensetzung hervor (vgl. Schlösing,

Comptes rendus 1869, S. 353). Wird bei wachsenden Pflanzen, deren Zellen also unter einem bestimmten hydrostatischen Druck stehen, z. B. bei Bohnenwurzeln, der Druck durch Eingipsen gesteigert, so findet eine beschleunigte Ausbildung der inneren Gewebe statt.

Bei den niederen Tieren ist die Bedeutung des Druckes für das Wachstum durch Versuche von Loeb und Child festgestellt worden (vgl. J. Loeb, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906). Schneidet man nämlich bei Aktinien (*Cerianthus membranaceus*) die Mundscheibe der Tiere ab, so beginnen neue Tentakel an der Schnittstelle zu wachsen. Macht man nun, nachdem die neuen Tentakel angefangen haben zu sprossen, einen seitlichen Einschnitt in den Körper des Tieres, so hört das Wachstum der über der Schnittstelle gelegenen Tentakel auf, während die übrigen Tentakel fortfahren zu wachsen. Die Mechanik dieser Erscheinung ist durch Child klargestellt worden. Jeder Tentakel ist ein Hohlzylinder, der mit der Körperhöhle kommuniziert, aus der die Flüssigkeit in den Tentakel gepresst wird. Macht man also durch die Wand von *Cerianthus* einen partiellen Querschnitt nahe der Mundscheibe, so kollabieren diejenigen Tentakel, welche über der Durchschnittsstelle stehen, da keine Flüssigkeit mehr in die Tentakel gepresst werden kann. Ebenso können durch Regeneration bereits gebildete Tentakel durch Aufhören des Drucks infolge Einschnittes in den Fuß und Verhinderung der Wundränder am Zusammenheilen zum Degenerieren gebracht werden.

Die Unabhängigkeit des Wachstums vom Nährmaterial beweist die Regeneration der Tentakel an Stücken, die aus der Wand eines *Cerianthus* geschnitten waren, ferner bei herausgeschnittenen Stücken von *Tubularia*, wo sogar die Bildung des Stammstückes wegen Baumaterialmangel unterbleibt. Bemerkenswert ist hierbei, dass in Stämmen ohne Zirkulation keine Regeneration stattfindet. — Änderung des Druckes der Umgebung führt bei Wasserorganismen, vielen Algen und Pilzen, zu chemischen Vorgängen, die eine dem Außendruck entsprechende Erhöhung oder Erniedrigung des Eigendrucks bewirken.

Die präzise Ausdrucksweise der Energetik befähigt uns, die Ergebnisse aller dieser Versuche unter ein Gesetz zusammenzufassen. Da den Lebensvorgängen chemische Prozesse zugrundeliegen, der Druck aber in der Sprache der Energetik nichts anderes ist als der Intensitätsfaktor der Volumenergie, so beweist das Tatsächliche dieser Versuche die Abhängigkeit der chemischen Energie der Zellen von ihrer Volumenergie.

Der zuerst beobachtete Zusammenhang zwischen Pflanzenwachstum und Turgor konnte in dieser Fassung nur durch eine mittel-

bare Abhängigkeit erklärt werden. „Man stellt sich vor, dass der innere Druck die Membran der Pflanzenzelle dehnt und damit Hohlräume schaffe, in welche neues Material deponiert werden könne[1])." Hierzu ist zu bemerken, dass einerseits die Herstellung von Hohlräumen durch einen allseitig wirkenden Druck nicht ohne weiteres verständlich ist, andererseits das Vorhandensein einer reichlichen Menge von Baumaterial wohl eine notwendige Vorbedingung, aber nicht zureichenden Grund für den Aufbau bildet. Weiters aber besteht, wie die übrigen Beispiele zeigen, Proportionalität nur zwischen Druck und Zelltätigkeit, nicht aber zwischen der Größe des Nährmaterials und dieser. Ein richtiges Abhängigkeitsverhältnis kann daher nur zwischen den beiden ersten Größen gedacht werden. Dieser unmittelbare Zusammenhang ist ohne weiteres verständlich, wenn man beachtet, dass von der Volumenergie des Systems die Konzentration der innerhalb des Systems wirksamen Stoffe abhängt, die den Verlauf der chemischen Vorgänge bestimmt. Wir haben es also nur mit einem allgemein anerkannten Energieprinzip zu tun, das bloß durch die Eigenart der lebenden Substanz zu besonderer Bedeutung gelangt. Zu der chemischen Eigenart, die das Beispiel der Schwere illustriert hat, kommt eben bei dieser Beziehung noch der eigentümliche physikalische Charakter. Es mag daran erinnert werden, dass schon Robert Mayer das lebendige Gewebe (zum Zweck der Erklärung der Irritabilität) mit den expansibeln Materien, den Dämpfen verglichen hat. Die moderne Anschauung von der Schaumstruktur des Protoplasmas, die auf eine Emulsion von Gasen in wässeriger Flüssigkeit hinweist, bringt vielleicht die Tatsache der nicht auf Osmose beruhenden Volumsänderungen der Zellen dem Verständnis näher. Wie dem immer sei, sicher ist, dass zwischen der Volumenergie der Umgebung der Zellen, ihrer eigenen Volumenergie und der Intensität der in ihnen ablaufenden chemischen Prozesse ein Abhängigkeitsverhältnis besteht.

Dass dem Druck an sich eine Bedeutung zukommen muss, lehrt auch die teleologische Betrachtungsweise, deren Anwendung schon oft dankenswerte Aufschlüsse erteilt hat. Im Warmblüterorganismus wäre der enorme Energieaufwand des Herzens eine zwecklose Verschwendung, wenn es sich nur um den Transport des Nährmaterials handelte, da die zur Erteilung einer Geschwindigkeit nötige Arbeit um ein bedeutendes geringer sein könnte als sie tatsächlich ist. Das Bestreben des Organismus, den mittleren Blutdruck annähernd auf gleicher Höhe zu erhalten und die darüber hinausgehende, von Bayliss nachgewiesene Konstanz des Kapillardrucks weisen auf die Wichtigkeit des normalen Drucks für den normalen Ablauf der Lebensvorgänge hin. Man kann einem Hunde

1) Loeb: Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen S. 291.

die doppelte Blutmenge einspritzen, ohne dass sich der Blutdruck bedeutend erhöht. Andererseits lehren Experiment und Beobachtung, dass der arterielle Blutdruck nach Blutverlusten, sofern sie einen gewissen Grad nicht übersteigen, annähernd wieder die alte Höhe erreicht. Bei großen Blutverlusten ist, wie die Praxis gezeigt hat, die Wiederherstellung normaler Druckverhältnisse durch Kochsalzinfusion und nicht der Ersatz des Nährmaterials, den die Theorie verlangte, das wesentliche Moment zur Erhaltung des Lebens.

Es würde den Rahmen unserer Aufgabe überschreiten, Beweise aus dem ungeheuren Gebiet der Physiologie und Pathologie zu sammeln. Nur kurz sei an das Auftreten lokaler Blutdrucksteigerung in funktionierenden Organen[2]), an die histomechanischen Prinzipien Thoma's[3]), die Bau und Wachstum der Gefäße vom Druck abhängig machen, an die Umbildung von in Arterien transplantierten Venenstücken, an die Ansicht Skoda's über die Ursache der Herzhypertrophie erinnert: „Man hat die Hypertrophie bei Klappenfehlern als ein Heilbestreben der Natur angesehen, doch würde sich hierdurch die Natur wenig auszeichnen — alles ist mechanische Notwendigkeit."

Der Einfluss der Drucksenkung lässt sich am rein mechanischen Trauma beobachten, bei dem ausschließlich als Folge der Zirkulationsstörung Änderung der Durchlässigkeit der Kapillaren eintritt[4]). Es sei auf die Erscheinung hingewiesen, dass die verschiedensten chemischen und physikalischen Agentien ähnliche pathologische Wirkungen (Degenerationen) erzeugen, wofern sie nur den Blutdruck in gleicher Weise herabsetzen, auf die Divergenz der Anschauungen, die über die Bedeutung von Druck und Zelltätigkeit in der Physiologie und Pathologie der Harnabsonderung herrschen und welche durch die zwischen Druck und Zelltätigkeit aufgestellte Beziehung eine Einigung erfahren würden.

Es möge vorläufig die Feststellung genügen, dass eine Prüfung der vorliegenden Tatsachen nirgends einen Widerspruch mit dem angenommenen Zusammenhang ergeben hat. Seine Anerkennung als allgemeines Prinzip würde dem therapeutischen Handeln neue Richtlinien geben. Im Verein mit den andern in der belebten Materie entwickelten Beziehungen bestätigt er die früher aufgestellte Definition des Lebens, deren Inhalt die Möglichkeit einer vollständigen Beherrschung der Lebensvorgänge gewährleistet.

2) Röder: Blutdrucksteigerung bei lokaler Gefäßerweiterung Zentralbl. f. Physiologie, Bd. XIX, Nr. 24.

3) Thoma: Patholog. Anatomie S. 321 ff.

4) Thoma, ebenda S. 32 ff.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

**Prof. Dr. Werner Rosenthal**

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

**Dr. K. Goebel** und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie. vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Erlangen, Auf dem Berg 14, einsenden zu wollen.**

**Bd. XXXV. 20. November 1915. № 11.**

Inhalt: v. **Buddenbrock**, Die Tropismentheorie von Jacques Loeb. — **Duncker**, Die Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen bei Mehrlinggeburten des Menschen und des Schweins. — J. M. Sirks, Indisch Natuuronderzoek. — Reichard, Die deutschen Versuche mit gezeichneten Schollen. — Hinneberg, Die Kultur der Gegenwart. Zellen- und Gewebelehre, Morphologie und Entwicklungsgeschichte. — Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. — Müller-Pouillet's Lehrbuch der Physik und Meteorologie. — Dahl, Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Konservieren von Tieren.

## Die Tropismentheorie von Jacques Loeb.

### Ein Versuch ihrer Widerlegung.

Von **Dr. W. v. Buddenbrock**, Heidelberg.

### Einleitung.

Es gibt zwei Klassen von Naturforschern. Die einen interessieren sich für die Tatsachen; die Theorien, die sie aufstellen, dienen ihnen nur dazu, die gefundenen Tatsachen zu erklären, unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte zusammenzufassen und hierdurch einen tieferen Einblick in das Wesen des gesamten Gebietes zu gewinnen. Auch wenn ihre Arbeit noch so sehr auf theoretischem Gebiete liegt, bleibt ihnen doch stets die Tatsache das Maßgebendere. Findet sich eine solche, die der Theorie widerspricht, so muss die letztere weichen.

Den anderen gilt die unbedeutende Einzeltatsache gleich nichts. Ihr hochfliegender Geist dürstet nach weithin sichtbaren Ergebnissen ihres Tuns. Die glänzende Theorie ist ihnen Alles, die Tatsache nur deren Dienerin. Passt sie nicht, so wird sie gewaltsam in das Prokrustesbett der Theorie hineingepresst oder aber nur

so oberflächlich studiert, dass man das Nichtkonvenierende, das meist tiefer sitzt, erst gar nicht gewahr wird.

Das Musterbeispiel einer derartigen Theorie, die sich zum Tyrannen über die Tatsachen aufwirft, ist die sogen. Tropismentheorie, deren hauptsächlichster Verfechter J. Loeb ist. Ihrer Kritik, und wenn möglich ihrer Widerlegung, sind die folgenden Zeilen gewidmet.

Eine Kritik dieser Theorie ist bereits von verschiedenen Autoren unternommen worden (Jennings, Radl u. a.)[1]). Sie begnügten sich indessen stets mit dem Nachweise, dass gewisse Einzelfälle mit der Theorie nicht harmonierten. Die wichtigsten allgemeinen Argumente wurden nicht erhoben. Außerdem beweist Loeb durch seine letzte Publikation im Handbuch der vergleichenden Physiologie von Winterstein, dass die gemachten Einwände ihn nicht im geringsten zu erschüttern vermochten, denn er behauptet nach wie vor das Gleiche. Hierdurch erscheint ein nochmaliges Eingehen auf dieses Thema gerechtfertigt.

Das Wort Tropismus kennzeichnet nur eine einfache Beobachtungstatsache. Zahlreiche niedere Tiere besitzen die Eigentümlichkeit, auf Energiequellen, in deren Nähe sie geraten, also etwa einen Punkt, der Licht, Wärme, chemische Energie etc. ausstrahlt, entweder geradlinig hin oder von ihm weg zu kriechen oder aber einen Weg zu wählen, der die betreffenden Energiestrahlen senkrecht schneidet. Diese Orientierungsbewegungen, die auch bei niederen Pflanzen vorkommen, hat man Tropismen genannt und spricht je nach der Art der wirksamen Energie von Photo-, Chemo-, Thermotropismus etc. Man kann solche Tiere mit der gleichen Sicherheit in einem bestimmten Sinne ablenken, wie der Physiker eine Magnetnadel, und dieses physikalisch anmutende Gebaren hat die Väter der Tropismentheorie dazu gebracht, das ganze Phänomen als etwas höchst Einfaches zu betrachten, dessen Erklärung möglich sei, ohne dass man die komplizierte Struktur des betreffenden Organismus irgendwie berücksichtigt.

In welcher Weise sie dies versuchen, möge am Beispiele des positiven Heliotropismus der geflügelten Blattlaus mit Loeb's eigenen Worten gezeigt werden. Er schreibt:

„Zwei Faktoren bestimmen die Progressivbewegung der Tiere unter diesen Bedingungen. Der eine ist die symmetrische Struktur des Tieres und der zweite ist die photochemische Wirkung des Lichtes . . .

Die symmetrische Struktur des Tieres drückt sich grob-anatomisch darin aus, dass, wie bekannt, die rechte und linke Körperhälfte

1) Die Literatur des ganzen Gebietes findet man in Loeb's Aufsatz: Die Tropismen. Winterstein's Handbuch der vergl. Physiologie. Bd. 4. 1913.

symmetrisch zueinander sind. Meines Erachtens besteht eine solche Symmetrie nicht nur in anatomischer Hinsicht, sondern auch in chemischer Hinsicht; womit ich meine, dass symmetrische Körperstellen chemisch identisch sind und den gleichen Stoffwechsel haben, während nichtsymmetrische Körperstellen chemisch verschieden sind und im allgemeinen einen quantitativ oder qualitativ ungleichen Stoffwechsel haben . . . Wenn nun mehr Licht auf eine Retina fällt als auf die andere, so werden auch die chemischen Reaktionen, beispielsweise die organischen Oxydationen in einer Retina mehr beschleunigt als in der anderen, und dementsprechend werden in dem einen optischen Nerven stärkere chemische Änderungen auftreten als in dem anderen.

Diese Ungleichheit der chemischen Prozesse pflanzt sich von den sensiblen in die motorischen Nerven und schließlich in die mit denselben verbundenen Muskeln fort. Wir schließen daraus, dass bei gleicher Beleuchtung der beiden Retinae die symmetrischen Muskelgruppen beider Körperhälften in gleicher Weise chemisch beeinflusst werden und somit in den gleichen Kontraktionszustand geraten; während, wenn die Reaktionsgeschwindigkeit ungleich ist, die symmetrischen Muskeln auf einer Seite des Körpers in stärkere Tätigkeit geraten als auf der anderen Seite. Das Resultat einer solchen ungleichen Tätigkeit der symmetrischen Muskeln beider Körperhälften ist eine Änderung der Bewegungsrichtung des Tieres.

Diese Änderung der Bewegungsrichtung kann entweder so erfolgen, dass der Kopf zur Lichtquelle hingedreht wird, und dass damit das ganze Tier in der Richtung zur Lichtquelle sich bewegt; oder dass der Kopf in entgegengesetztem Sinne gedreht wird, und das Tier sich in entgegengesetzter Richtung bewegt . . . Sobald dies geschehen ist, werden die beiden Retinae gleich stark beleuchtet und die (symmetrischen d. Verf.) Muskeln in den beiden Körperhälften arbeiten nunmehr gleich stark. Es ist infolgedessen kein Grund mehr vorhanden, dass das Tier in dem einen oder anderen Sinne aus dieser Richtung abweichen sollte. Es wird deshalb automatisch zur Lichtquelle geführt. Der Wille des Tieres, der ihm in diesem Falle die Richtung seiner Bewegung vorschreibt, ist das Licht, wie es beim Fallen des Steines oder der Bewegung der Planeten die Schwerkraft ist" (1909, p. 9—14).

Jennings hat diese Theorie in ganz treffender Weise die „Theorie der lokalen Wirkungen" genannt, weil sie den Tropismus nicht als eine Bewegung des Tieres als eines Ganzen ansieht, sondern als eine solche der beiden Körperhälften, die dabei gegeneinander arbeiten. Dies wollen wir als ein wichtiges Charakteristikum der Tropismentheorie festhalten. Hieraus folgt direkt, dass nach der Theorie die Drehung des Tieres stets um eine Achse

erfolgen muss, die zwischen den beiden Körperhälften, also in der Symmetrieebene liegt, welche diese beiden scheidet.

Ein zweites vielleicht noch wichtigeres ist die völlige Ignorierung der speziellen Struktur, die es für Loeb und seine Anhänger einfach nicht gibt. Wir brauchen nichts zu wissen, als dass der Organismus symmetrisch ist — die Theorie ist gleich anwendbar für Einzellige bezw. Larven einfachster Organisation als auch für die kompliziertesten Metazoen — und dass er überhaupt auf die betreffende Energie reagiert; alles übrige ergibt sich von selbst. Wer die Schriften Loeb's liest, könnte aus verschiedenen Redewendungen, die sich hin und wieder eingestreut finden, leicht den Schluss ziehen, als kämpfe er gegen diejenige Auffassung, welche in den Handlungen auch der niederen Tiere willkürliche Willensakte sieht und deren Zwangsmäßigkeit leugnet. Dies ist natürlich nicht der Fall, hätte auch keinerlei Sinn. Die Zwangsmäßigkeit ist eine nicht zu leugnende Beobachtungstatsache, die darin zum Ausdruck kommt, dass unter bestimmten Bedingungen alle Individuen einer Art das gleiche tun; sie wird von niemanden bestritten, wenn man auch nicht der Ansicht zu sein braucht, dass die Handlungen der niederen Tiere sich mit diesen Zwangsbewegungen erschöpfen.

Loeb hat sich vielmehr die Aufgabe gestellt, den Mechanismus dieses Zwanges bei den Tropismen zu erklären und zwar durch mechanisch wirkende Faktoren. Er zieht gegen diejenigen zu Felde, die den Zwang auf andere Weise erklären wollen; vor allem also gegen die Auffassung der Tropismen — und der Reflexe überhaupt — als ursprünglich individuelle Handlungen, die sich als zweckmäßig erwiesen und im Laufe der Zeiten durch Gewöhnung und Vererbung mechanisch und zwangsmäßig geworden sind.

Zum Verständnis des ganzen folgenden Aufsatzes ist es durchaus notwendig, dies festzuhalten.

### Disposition der im folgenden versuchten Kritik.

Bei der Widerlegung der Tropismentheorie, die wir mit den nachstehenden Zeilen beginnen wollen, soll in der folgenden Weise vorgegangen werden:

Zuerst wird gezeigt werden, dass die Theorie unmöglich zur Erklärung sämtlicher Tropismen herangezogen werden kann, indem erstens in manchen Fällen die Voraussetzung der Theorie (die Energiestrahlung) fehlt und trotzdem richtige Tropismen zustande kommen; und indem zweitens in anderen Fällen, wo die Voraussetzungen an sich vorhanden sind, die Tropismen trotzdem in einer der Theorie offensichtlich widersprechenden Weise ablaufen.

Im zweiten Teile werden wir dann zu zeigen haben, dass die Theorie auch in den ihr scheinbar günstigsten Fällen nicht in der Lage ist, eine einwandfreie Erklärung der Tropismen zu liefern, und schließlich werden wir einen Einwand kennen lernen, der von der biologischen Seite her gegen die Theorie erhoben werden muss. Die im folgenden angeführten Beispiele beziehen sich sämtlich auf den Heliotropismus und den Geotropismus, zu welchen bedeutend die meisten und exaktesten Erscheinungen des gesamten Gebietes gehören. Ob der Chemo- und Thermotropismus überhaupt in diese Kategorie gehört, ist mir zweifelhaft; der Galvanotropismus endlich ist ein reines Laboratoriumsprodukt, das für den Biologen, insofern er das Tier studieren will und nicht lediglich die chemischen Eigenschaften des Protoplasmas, keinerlei Interesse besitzt.

## Fälle echter Tropismen, bei denen die Voraussetzungen der Theorie fehlen.

Tropismen ohne Energiestrahlen. Ich wiederhole nochmals, dass man unter Tropismus eine zwangsmäßig verlaufende, in bezug auf eine Energiequelle bestimmt gerichtete Bewegung versteht. Eine solche Erscheinung reinsten Stils ist der Geotropismus gewisser wirbelloser Wassertiere. Derselbe ist entweder positiv, zwingt also die Tiere, senkrecht nach unten zu kriechen, oder er bewirkt eine horizontale, die Schwerkraftslinien schneidende Bewegung (Diatropismus), deren Erfolg für den Organismus die sogen. Erhaltung des Gleichgewichtes ist. Nun wissen wir, dass in der Mehrzahl dieser Fälle, auf die wir uns hier beschränken wollen, der Geotropismus gebunden ist an bestimmte Sinnesorgane, die sogen. Statocysten, deren Bau ich hier als einigermaßen bekannt voraussetzen muss. Ihre Funktion beruht nachgewiesenermaßen darauf, dass der schwere Statolith einen mechanischen Reiz auf das Sinnesepithel der Statocyste ausübt, und die ganze Wirkung des Apparates, das Tier in eine bestimmte Lage zur Schwerkraft zu bringen, kommt dadurch zustande, dass dieser mechanische Reiz infolge der Beweglichkeit des Statolithen, der stets den tiefsten Punkt der Blasenwand berührt, immer aus einer durch die Schwerkraft bestimmten Richtung kommt. Bewiesen wurde die Statolithendrucktheorie durch die berühmten Kreidl'schen Versuche mit den eisernen Statolithen bei Krebsen, an denen er mit Hilfe eines Magneten zeigen konnte, dass die Bewegungen des Tieres je nach der Richtung, aus welcher der Druck des Statolithen kommt, eine verschiedene ist.

Ferner haben Prentiss[2]) und ich[3]) gezeigt, dass der Verlust

2) Prentiss, The Otocyst of decapod Crustacea. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. 36. 1901.

3) v. Buddenbrock, W. Über die Orientierung der Krebse im Raum. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Phys. Bd. 34. 1914.

des Statolithen allein die gleiche Wirkung hat wie Verlust des ganzen Organs[4]).

Eine Energiewirkung auf das lebendige Gewebe, wie sie die Tropismentheorie vorsieht, gibt es also hier einfach nicht, die Energie wirkt auf den leblosen Statolithen, und die ganze Erscheinung gehört in die Kategorie der mechanischen Reize, scheidet folglich für die Loeb'sche Betrachtungsweise aus.

Als ein weiteres Beispiel tropistischer Bewegungen, die ohne die Voraussetzungen von statten gehen, von denen sie nach Loeb abhängen sollen, sind von anderer Seite gewöhnlich die wohl ausgeprägten Vermeidereaktionen betrachtet worden, welche die Infusorien auf schädliche Reize hin zeigen. Wenn man eine Anzahl derartiger Tiere, z. B. Paramaecien oder Stylonychien unter ein Deckglas bringt, so kann man an ihnen, wie in vielen Lehrbüchern zu lesen steht, die Erscheinungen des Chemo- und Thermotropismus sehr schön studieren, bei grünen Arten tritt dann noch häufig der Heliotropismus hinzu.

Da nun diese Tiere völlig asymmetrisch gebaut sind, so wäre hier die Tropismentheorie, welche zwei spiegelbildliche Körperhälften oder einen radiären Bau voraussetzt, nicht anwendbar, so dass hier ein weiteres Beispiel von Tropismen gegeben wäre, die ohne die der Theorie notwendigen Voraussetzungen von statten gingen. Die Methode, nach der die Infusorien schädlichen Reizen ausweichen, ist aber nicht das geradlinige Wegschwimmen von der Energiequelle, sondern sie führen sogen. Probierbewegungen aus. Es handelt sich also hier gar nicht um richtige Tropismen, wie ich in Übereinstimmung mit Loeb gegen Jennings betonen möchte, so dass diese Fälle, wie überhaupt alle Probierbewegungen, nicht gut zur Kritisierung der Loeb'schen Theorie verwendet werden können.

Eine weitere Reihe der Theorie widersprechender Erscheinungen werden wir im folgenden kennen lernen bei Betrachtung solcher Fälle, wo zwar die Voraussetzungen der Symmetrie und der Energiestrahlung vorhanden sind, gleichwohl aber der Ablauf der Bewegung in einer der Tropismentheorie widersprechenden Weise erfolgt. Ich beschränke mich auf drei Beispiele. Das deutlichste dieser Art liefert, worauf schon H. S. Jennings aufmerksam machte,

4) Bei gewissen Fischen soll nach E. P. Lyon die Sache anders liegen, indem dort die vorsichtige, eine Verletzung des Sinnesepithels ausschließende Herausnahme des Statolithen keine Ausfallserscheinungen zur Folge haben soll. Die Richtigkeit dieser Beobachtung erscheint mir äußerst zweifelhaft, da wahrscheinlich Blutgerinsel, deren Eintritt in die Blase sich kaum vermeiden lassen dürfte, die Rolle des Statolithen übernehmen. Für unsere Betrachtung ist aber das Benehmen der Fische einigermaßen gleichgültig, da es uns hier nur darauf ankommt, zu zeigen, dass gewisse Geotropismen, nicht alle, in die Kategorie der mechanischen Reize gehören.

### der Seitwärtsgang der Krabben.

Das Tatsächliche ist hier mit wenigen Worten erschöpft. Wenn ich eine solche Krabbe in irgendeiner Weise, z. B. durch eine starke Lichtquelle reize, und zwar von der einen Seite aus, so tritt bekanntermaßen *nicht* die von der Tropismentheorie verlangte Drehung des Tieres bis zur Einstellung der Symmetrieebene in die Strahlenrichtung ein, sondern die Krabbe läuft ohne weiteres nach der entgegengesetzten Seite fort. Das ist nun durch die Theorie Loeb's in keiner Weise zu erklären, zeigt vielmehr auf das deutlichste, dass das Licht hier nicht auf die beiden Körperhälften getrennt, sondern auf den Organismus als Ganzes einwirkt und eine harmonische Tätigkeit aller Bewegungsorgane zur Folge hat. Loeb macht freilich einige Einwendungen gegen diese Kritik. Er schreibt: „Ich bin aber geneigt, einen anderen Schluss zu ziehen, nämlich, dass bei den Krabben erstens eine durchaus andere Verbindung zwischen Netzhaut und Lokomotionsmuskeln vorliegt als das bei den anderen Krebsen und sonstigen Tieren der Fall ist; und dass zweitens auch in bezug auf die Funktion der beiden Netzhäute eine besondere Eigentümlichkeit besteht, indem dieselben sich nicht wie symmetrische Oberflächenelemente verhalten. Es ist hier meines Erachtens eine neue Entdeckung zu machen" (1909, p. 48 u. 49).

Was es zu bedeuten hat, dass Loeb hier plötzlich die sonst so vernachlässigte spezielle Struktur zu Hilfe nimmt, werden wir an einer anderen Stelle sehen, dass er aber mit seiner Entgegnung irgendeine Entkräftung der gegen die Theorie erhobenen Einwände erreicht, wird schwerlich jemand behaupten wollen. Loeb ist hier ganz offenbar ein Denkfehler untergelaufen. Sein Einwand soll wohl, in eine etwas klarere Sprache übersetzt, soviel bedeuten, dass bei der Krabbe im vermeintlichen Gegensatz zu anderen Krebsen das Auge nicht nur mit den Beinen einer Seite verbunden ist, was eine Drehung des Tieres bewirkt, sondern mit den Beinen beider Seiten, woraus eben eine andere Art der Bewegung resultiert. Der Sinn der Tropismentheorie ist doch nun aber wahrhaftig nicht der, zu zeigen, dass durch das Licht irgendeine *beliebige* Bewegung erzwungen wird, sondern es soll sich eine *bestimmte* Bewegung daraus ergeben, die nämlich das Tier vom Licht wegführt, und das ist, wie doch Loeb selbst überall betont, nach Maßgabe seiner Theorie nur möglich, wenn bei der geradlinigen Bewegung auf das Licht zu bezw. von ihm weg eine *Bewegung der symmetrischen Muskeln der beiden symmetrischen Körperseiten* eintritt. Beim Seitwärtsgang der Krabben wird aber die geradlinige Fortbewegung erreicht durch ein *asymmetrisches Kooperieren beider Seiten*, indem z. B. beim Gang nach rechts die Beine der linken Seite den Körper schieben, also die Strecker in Tätigkeit sind, die der rechten ihn dagegen nach sich ziehen, wobei die Beuger die Arbeit leisten.

Das ist nach der Theorie unerklärlich und kann nur als eine zweckmäßig ausgearbeitete Gesamthandlung des Tieres verstanden werden. Der Widerspruch mit der Theorie ist also hier so grob wie nur möglich. Auch die Annahme, an die man etwa denken könnte, dass die Wirkung der Energie auf die symmetrische Form hier durch irgendeinen hypothetischen zweiten Faktor verdeckt sei, ist unhaltbar. Denn da das Licht, wenn der Vorgang nach dem Schema Loeb's ginge, eine Drehung der Krabbe verursachen müsste, so müsste dieser zweite Faktor, der diese Drehung wieder aufhebt, für sich allein eine Drehung nach der entgegengesetzten Seite zur Folge haben. Dies würde nichts anderes bedeuten, als dass der Krebs ohne die Lichtreizung dauernd im Kreise liefe, eine offenbare Ungereimtheit.

Zu den hier besprochenen Fällen, in denen trotz des Vorhandenseins sämtlicher Vorbedingungen der Tropismus in einer der Theorie widersprechenden Weise vor sich geht, gehört zweitens eine eigentümliche Erscheinung, die bei Seesternen und bei einem Krebse zu beobachten sind und die ich als

wechselbaren Heliotropismus

bezeichnen möchte.

Wenn man einen Seestern in ein gleichförmig beleuchtetes Feld bringt und nun in seiner Nähe einen Fleck abweichender Helligkeit, also einen tiefen Schatten oder ein helleres Licht hervorruft, so kriecht das Tier in beiden Fällen auf diesen Fleck los[5]).

Unter den Krebsen zeigt, wie ich selbst zu beobachten Gelegenheit hatte, *Hemimysis lamornae* eine analoge Erscheinung. Dieses Tier schwimmt im Aquarium dauernd hin und her, soweit es der Raum desselben gestattet, aber stets in einer ganz bestimmten Richtung, nämlich auf das vom Fenster kommende Licht zu bezw. beim Zurückschwimmen von ihm weg. Der Krebs wechselt also nach einer jeden Wendung, die er an der Glaswand des Aquariums ausführt, den Sinn seines Heliotropismus.

Dass ein und dasselbe Tier sowohl positiven als auch negativen Heliotropismus zeigt, ist an sich nichts Wunderbares und widerspricht in keiner Weise der Theorie, kommt auch sonst gar nicht selten vor. Die Umkehrung der einen Bewegungsart in die andere ist aber alsdann stets an die Applizierung irgendeines neuen Reizes gebunden[6]), durch den der physiologische Zustand des Tieres derart geändert wird, dass der gleiche optische Reiz nunmehr die umge-

5) Plessner, H. Untersuchungen über die Physiologie der Seesterne. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. 33, 1913.

6) Es braucht dies durchaus kein äußerer Reiz zu sein. Es ist auch denkbar, dass im Laufe der individuellen Entwicklung durch die dabei verlaufenden inneren Prozesse der physiologische Zustand sich ändert. Das Benehmen vieler Larven, die nach einer gewissen Lebenszeit ohne äußere Veranlassung ihren Heliotropismus ändern, ist hierfür ein Beispiel.

kehrte Reaktion bewirkt. Ein schönes und klares Beispiel hierfür liefern gewisse andere Mysideen (siehe Anm. 9), die nach Beleuchtung positiv, nach Verdunklung negativ heliotropisch werden. Dagegen tritt der Wechsel bei *Hemimysis* ohne jede Änderung des physiologischen Reizzustandes ein, und beim Seestern sehen wir gar, dass ein und dasselbe Tier ganz nach Belieben des Experimentators zu einer positiven oder negativen Reaktion gebracht werden kann.

Hier setzt die Kritik ein: Nach der Loeb'schen Theorie haben wir in einem Tier ein bestimmtes System chemo-physikalischer Kräfte zu erblicken. Wenn auf ein solches System eine Energie von bestimmter, konstanter Größe einwirkt, so muss die Reaktion notwendigerweise eine eindeutige sein, d. h., die Bewegung muss gleiche Reizstärke, und gleichen physiologischen Zustand des Tieres vorausgesetzt, stets und immer im selben Sinne erfolgen. Der Fall *Hemimysis* ist also mit Hilfe der Tropismentheorie nicht zu erklären.

Umgekehrt: Wenn ein bestimmtes Kräftesystem durch eine Energiemenge zu genau der gleichen Bewegung gezwungen wird wie durch eine andere Energiemenge, so müssen logischerweise diese beiden Energien gleich groß sein.

Dieser Satz wird vom Seestern umgeworfen, der im gleichen physiologischen Zustand vom Licht sowohl als vom Schatten angezogen wird; woraus zu folgern ist, dass entweder der Seestern kein derartiges Kräftesystem ist, wie Loeb es annimmt, oder dass die Energie in einer ganz anderen Weise auf das Auge einwirkt. Wie die Erscheinung zu deuten ist, geht uns indessen hier nichts an, wir begnügen uns mit der Feststellung, dass die Fälle des wechselbaren Heliotropismus mit der Tropismentheorie nicht erklärbar sind.

## Unerklärbarkeit der Drehungen um die horizontale Querachse.

Wir gehen jetzt einen Schritt weiter und wenden uns, indem wir die Besprechung von Einzelfällen verlassen, einer großen einheitlichen Kategorie von Bewegungen zu, die sämtliche Metazoen bei ihren heliotropischen und geotropischen Bewegungen aufweisen, nämlich die Drehungen um die horizontale Querachse. Hier werden wir ein drittes Beispiel von Tropismen kennen lernen, die, obgleich alle Voraussetzungen der Theorie vorhanden sind, dennoch in einer derselben gänzlich widersprechenden Weise ablaufen.

Ich beginne mit den diaheliotropischen Bewegungen vieler Krebse. Zahlreiche Arten dieser Tierklasse, marine sowohl als Süßwasserbewohner, schwimmen stets so, dass sie den Rücken dauernd dem Lichte zuwenden (Lichtrückenreflex). Sie bewegen sich also senkrecht zu den Lichtstrahlen, ein unzweifelhafter, echter Diatropismus. Trifft man die Einrichtung, dass solch ein Tier abwechselnd von oben

und unten beleuchtet werden kann, so ergibt sich, z. B. bei plötzlich eintretender Unterbeleuchtung, eine Umdrehbewegung des vorerst in Bauchlage schwimmenden Tieres bis zur Rückenlage, so dass also wiederum die Rückenfläche dem Lichte zugekehrt ist. Das braucht nun noch gar nicht der Tropismentheorie zu widersprechen, indem sich langgestreckte Krebse hierbei stets um die in der Symmetrieebene liegende Längsachse drehen, so dass also, der Einfachheit halber eine etwas schräge Anfangslage angenommen[7]), das typische Bild des theoretischen Schemas sich ergibt: Ungleiche Belichtung zweier symmetrischer Körperhälften, hieraus resultierend Drehung des Organismus bis in die zur Energiequelle symmetrische Endlage. Kurze, gedrungen gebaute Krebse verhalten sich aber nun ganz anders. Entsprechend ihrem Körperbau ziehen sie es vor, einen Purzelbaum zu schlagen, um auf diese Weise in die Rückenlage zu kommen. Der Amphipode *Hyperia* tut dies stets, die Larve von *Squilla* sehr oft; das sind nur zwei Beispiele für eine sehr häufige Erscheinung. Bei einem solchen Purzelbaum fallen nun aber sämtliche Voraussetzungen der Tropismentheorie vollkommen fort, indem eine Drehung des Körpers um eine in der Symmetrieebene verlaufende Achse gar nicht stattfindet. Vielmehr erfolgt die Drehung um eine senkrecht zur Symmetrieebene verlaufende, horizontale Querachse, durch die man keine einzige Ebene legen kann, welche den Organismus in zwei gleiche Körperhälften zerlegt, wie es doch die Theorie erfordert. Es fehlt also die leiseste Möglichkeit, die Bewegung mit der Theorie in Einklang zu bringen, und doch ist sie ein ganz echter Tropismus.

Genau die gleiche Überlegung lässt sich bei den diageotropischen Bewegungen anstellen, die bei vielen Krebsen an Stelle des Lichtrückenreflexes die Erhaltung des Gleichgewichts, alias der Bauchlage beim Schwimmen gewährleisten. Der Krebs *Palaemon* sei als Beispiel gewählt. Sobald das Tier irgendwie aus seiner normalen, horizontalen Bauchlage herausgebracht wird, führen es zwangsmäßig verlaufende Bewegungen wieder zu ihr zurück. Auch hier ist nur diejenige Art der Orientierungsbewegung mit der Tropismentheorie vereinbar, bei der eine Drehung um die Längsachse stattfindet. Stelle ich aber den Krebs einigermaßen senkrecht, so vollführt er bei seiner Rückkehr zur horizontalen Normallage eine Drehung um die horizontale Querachse, die, wie wir oben sahen, jeder Erklärung durch die Loeb'sche Theorie spottet[8]).

7) Die verkehrt symmetrische Lage, in diesem Falle also Symmetrieebene in Richtung der Lichtstrahlen, aber Rücken dem Lichte abgewendet, bietet der Erklärung durch die Theorie große Schwierigkeiten (siehe p. 491).

8) *Palaemon* reagiert auch ohne Statocysten so mit Hilfe des von mir nachgewiesenen allgemeinen Lagereflexes, der an sich, da wir nichts Näheres über ihn wissen, sehr wohl der Erklärung durch die Tropismentheorie zugänglich sein konnte.

Vorübergehen kann man an diesen diatropischen Bewegungen nicht. Sie stellen typische Orientierungsbewegungen in bezug auf eine Energiequelle dar, sind also durchaus richtige Tropismen. Loeb wird sich also zu dem Eingeständnis bequemen müssen, dass es neben dem Seitengang der Krabben noch eine zweite ganze Kategorie solcher Erscheinungen gibt, die nicht in seine Theorie passen.

Es ist nun aber nicht einmal notwendig, bei den immerhin vereinzelten diatropischen Erscheinungen stehen zu bleiben. Nehmen wir einen ganz beliebigen positiv (oder negativ) heliotropischen Organismus, der sich frei im Raume bewegt, also etwa schwimmt. So wird er sich, wenn die Lichtquelle wirklich seitlich von ihm steht, allerdings nach dem Schema der Theorie um eine Vertikalachse drehen, die in der Symmetrieebene verläuft, befindet sich also das Licht irgendwo über oder unter ihm, so dreht sich das Tier, wie jedes derartige Experiment mit Leichtigkeit zeigt, wiederum um die uns bekannte, der theoretischen Deutung widerstrebende Querachse.

Wir sehen also hier wieder, was schon die Beobachtung von *Squilla* und *Palaemon* lehrte, dass bei einem und demselben Tier sowohl solche Tropismen vorkommen, die durch die Theorie erklärbar zu sein scheinen, als auch andere, die schon auf den ersten Blick hin gänzlich unerklärbar sind. Nun wird sicherlich niemand geneigt sein, diese beiden Bewegungsarten, die Drehungen um die Vertikal- und die Horizontalachse auseinander zu reißen und zu behaupten, dass zwar die erstere durch die allgemeinen Gesetze der Tropismentheorie bedingt sei, die zweite aber einer ganz anders gearteten Erklärung, nämlich durch die spezifische Struktur des Tieres bedürfe. Nein! Beide Bewegungen, die häufig vikariierend für einander eintreten und in der verschiedensten Weise kombiniert sein können, sind zweifelsohne wesensgleich, und da nun nachweisbar die eine davon gar nichts mit der Tropismentheorie zu tun hat, so werden wir hieraus den Schluss ziehen, dass die andere, die Drehung um die Vertikalachse, auch nur scheinbar mit dieser Theorie zusammenhängt, in Wahrheit aber ebenfalls durch die zweckmäßige, vorgebildete Struktur des Organismus bedingt ist.

### Unerklärbarkeit der Reaktion, die von der verkehrt symmetrischen Stellung aus erfolgt.

Wir haben hier zum ersten Male ein auf sämtliche Tropismenarten anwendbares Argument kennen gelernt. Soweit die Drehungen um die Horizontalachse in Frage kommen, ist es absolut zwingend, und die Theorie Loeb's widerlegt. Anders steht es mit den Drehungen um die Vertikalachse. Für den Fall, dass in diesem Punkte der

gegen die Tropismentheorie erhobene Beweis, der nur auf einem Analogieschluss beruht, nicht für genügend erachtet werden sollte, wollen wir uns im folgenden speziell diesen Bewegungen zuwenden, die Loeb allem Anschein nach allein im Auge gehabt hat. Es wird der Nachweis geführt werden, dass auch hier seine Annahme, zunächst für einen bestimmten Fall, die verkehrt symmetrische Stellung, zu Konsequenzen führt, welche der Tatsache widersprechen.

Ich nehme also irgendeinen bilateral-symmetrischen negativ-heliotropischen Organismus und stelle ihn, so genau wie nur möglich, so ein, dass das Vorderende dem Licht zugewendet ist.

Erfahrungstatsache: Das Tier dreht sich sehr schnell um 180° und schwimmt, fliegt oder kriecht vom Lichte weg. Nun bitte ich zu überlegen, dass das Prinzip der Tropismentheorie auf der ungleichen Wirkung der betreffenden Energie auf die beiden symmetrischen Körperhälften beruht. Im angenommenen Falle ist eine solche Ungleichheit überhaupt nicht vorhanden, beide Seiten des Tieres werden in genau dem gleichen Maße vom Licht getroffen. Folglich müsste, wenn wirklich die Verhältnisse so lägen, wie die Tropismentheorie es annimmt, in diesem Falle eine Reaktion entweder völlig ausbleiben oder erst ganz allmählich eintreten, nachdem das Tier durch zufällige kleine Bewegungen aus der Symmetrielage herausgekommen ist.

Mit anderen Worten: Nach der Tropismentheorie müsste die lichtabgewandte Stellung für positiv heliotropische Tiere, und die zugewandte für negativ reagierende ein sogen. toter Punkt sein. Ein unanfechtbarer, durch keine Dialektik zu beseitigender Gedankengang, mutatis mutandis auf jede Art von Tropismus anwendbar.

Dass, wie jede Erfahrung lehrt, auch von der verkehrt symmetrischen Stellung aus stets eine schnelle und präzise Reaktion erfolgt, ist nur so erklärbar, dass der Organismus als Ganzes die falsche Lage empfindet und darauf reagiert, nie und nimmer aber durch die einander entgegengesetzte Wirkung der beiden Körperhälften, da dieselben sich total aufheben müssten.

Es ist dies der allgemein gültigste Einwand, der sich überhaupt gegen die Tropismentheorie erheben lässt, er gilt, soweit ich das Gebiet überschaue, für sämtliche Tropismen, die es gibt. Die Reaktion, die stets von der verkehrt symmetrischen Lage aus zu beobachten ist, lässt sich aber auch durch keinen Reflexmechanismus erklären, wenigstens müsste man ganz komplizierte unbeweisbare Hilfsannahmen machen, sie weist mit Sicherheit darauf hin, dass es auch bei den niederen Tieren willkürliche Handlungen gibt, die auf gewisse Unlustgefühle hin, oder wie man das sonst nennen will, eintreten.

### Die Unerklärbarkeit der harmonischen Koordination der Bewegung beider Körperhälften.

Dieser Einwand, dass die Reaktion des Tieres nicht auf der voneinander unabhängigen Wirkung der beiden Körperhälften beruht, sondern eine harmonische Handlung des gesamten Organismus darstellt, trifft nun aber nicht nur bei der verkehrt symmetrischen Stellung zu, sondern überhaupt bei fast einer jeden tropistischen Drehung um die Vertikalachse.

Ginge eine solche Bewegung nach dem Schema der Tropismentheorie vor sich, so könnten wir sie mit folgendem Vorgange vergleichen: In einem Ruderboot sitzen zwei Ruderer, von denen der eine das linke, der andere das rechte Ruder bedient. Wenn nun der eine sein Handwerk besser als der andere versteht oder stärker ist als er, so ist hiervon die unfreiwillige Folge, dass das Boot nicht geradeaus fährt, sondern sich zu drehen beginnt. Beide Seiten wirken unkoordiniert, die Drehung wird bewirkt durch die Differenz der beiderseits angreifenden Kräfte.

Dieser Fall entspricht genau der Tropismentheorie und ist bis in die Einzelheiten genau realisiert beim Galvanotropismus.

Nun gibt es beim Ruderboot aber noch eine andere Möglichkeit der Drehung. Nehmen wir an, die beiden Ruderer beabsichtigen irgendeine Wendung zu machen; so gehen sie dabei so vor, dass der eine von ihnen gleich stark oder noch stärker weiterrudert als vorher, der andere aber wird entweder den Schlag zur Unterstützung seines Partners in entgegengesetzter Richtung führen als beim Vorwärtsrudern, oder er wird wenigstens eine jede Ruderbewegung unterlassen, um dem anderen nicht hinderlich zu sein.

Es resultiert also auch hier eine Drehung, deren Effekt nun aber durch das koordinierte zweckmäßige Zusammenarbeiten beider Seiten bedingt ist und zwar im ersten Falle durch die Summe beider Kräfte, die im gleichen Sinne arbeiten, im zweiten durch die Kraft der einen Seite allein. Ein Gegeneinanderarbeiten beider Seiten findet niemals statt, das ist das Kriterium.

Dieser Fall liegt nun bei allen in der freien Natur vorkommenden Tropismen vor und ist mit der Loeb'schen Theorie offenbar nicht zu vereinigen. Ich möchte hiervon einige Beispiele bringen.

Das erste bezieht sich auf die diaheliotropischen Bewegungen, den schon besprochenen Lichtrückenreflex mariner Krebse. Hier konnte ich vor zwei Jahren nachweisen, dass bei einseitiger Beleuchtung stets eine Seitwärtssteuerung der Ruderfüße beider Seiten im gleichen Sinne erfolgt, ein deutlich koordiniertes zweckmäßiges Verhalten, das nach der Tropismentheorie unmöglich vorauszusehen oder zu erklären ist. Ein solches sich gegenseitiges Unterstützen der Gliedmaßen bezw. der Muskulatur beider Seiten ist bei fast allen Wendungsbewegungen im Tierreiche zu beob-

achten, nur hat man diesen theoretisch wichtigen Dingen bisher nur ein sehr geringes Interesse entgegengebracht.

Der zweite Fall, dass nämlich nur die eine Körperseite sich bewegt und die andere vollkommen still steht, ist ganz wesentlich seltener. Das bestbekannte Beispiel ist das von Bauer[9]) studierte Verhalten der Mysideen Lichtreizen gegenüber. Diese eigentümlichen Tiere sind nach vorausgegangener Belichtung positiv, nach Verdunklung negativ-heliotropisch, es wirkt also im ersten Falle Verdunklung, im zweiten Belichtung als Reiz, dem die Tiere zu entfliehen suchen. Dies geschieht nun in der Weise, dass die reizabgewandten Beine in ihrer Bewegung gehemmt werden, woraus, da die zugewandten wie vorher weiterrudern, notwendigerweise eine Drehung vom Reizorte weg erfolgt. Soweit die Tatsachen.

Suchen wir sie zu deuten, so ist zunächst klar, dass der Befund für Loeb nicht ungünstig ist, da ja de facto nur die dem gereizten Auge zugeordneten Beine reagieren, man kann also die Bewegung als eine nichtkoordinierte betrachten. Anderseits muss zugegeben werden, dass die Bewegung in Analogie des oben angeführten Beispiels vom Ruderboot genau so gut als eine zweckmäßig koordinierte beider Seiten betrachtet werden kann, indem eine jede Behinderung der einen durch die andere vermieden wird. Wir befinden uns also hier hinsichtlich der uns interessierenden Streitfrage gewissermaßen auf neutralem Boden, wir können nicht beweisen, dass der Phototropismus der Mysideen gegen die Theorie spricht, aber ebensowenig kann Loeb dartun, dass er für dieselbe günstig wäre.

### Einwand der Unauffindbarkeit der Drehachse.

Die zuletzt durchgesprochenen drei Argumente gegen die Tropismentheorie sind merkwürdigerweise von den meisten Kritikern bisher übersehen worden. Das gleiche gilt von einem vierten ebenso gewichtigen, das wir uns nunmehr näher betrachten wollen.

Gesetzt also, wir hätten irgendeinen bilateral-symmetrischen, sagen wir lichtempfindlichen Organismus, um bei einem Beispiele Loeb's selbst zu bleiben, eine geflügelte Blattlaus. Dieselbe werde lediglich von der linken Seite beleuchtet (d. h. die Lichtquelle sei weder über noch unter ihr, sondern mit ihr in genau der gleichen Höhe), so führt sie sofort eine Drehung aus und fliegt geradlinig der Lichtquelle zu. Hier haben wir einen wunderschönen, stilgerechten Heliotropismus im Sinne Loeb's. Einseitige Belichtung, Folge: ungleiche Bewegung beider Seiten bis zu einer zur Lichtquelle symmetrischen Lage, schließlich geradliniger Flug zum Lichte hin.

9) Bauer, V. Über die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysideen etc. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 8. 1908.

Wieviel ist nun davon durch die Tropismentheorie erklärbar? Offenbar, von einigen erst später zu beleuchtenden Bedenken immer noch abgesehen, höchstens das eine, dass nämlich die beiden Körperseiten sich verschieden bewegen. Daraus muss allerdings logischerweise eine Drehung des Gesamtorganismus um irgendeine in der Symmetrieebene verlaufende Achse x y resultieren, die so lange anhält, bis die Symmetrieebene mit der Ebene x y L (L = Lichtpunkt) zusammenfällt. Das ist aber auch alles, was sich aus der Tropismentheorie ergibt! Um welche von den unzähligen in dieser Ebene verlaufenden Achsen eine Drehung erfolgt, verrät sie uns nicht. Und doch ist, um zu der Energiequelle hin zu gelangen, die Drehung um eine ganz bestimmte Achse nötig, diejenige nämlich, die senkrecht auf der Verbindungslinie des Organismus mit der Energiequelle steht, und eine jede Theorie, die sich ernsthaft mit dem vorliegenden Problem beschäftigt, muss erklären können, wie die Drehung gerade um diese eine Achse, anders gesagt, die Bewegung ganz bestimmter unter den zahlreichen Flügelmuskeln zustande kommt. Hätten wir nichts anderes zur Verfügung als die Loeb'sche Theorie, so wäre die Annahme eines Wunders nötig, um zu verstehen, wie die Blattlaus nun eigentlich zur Lichtquelle findet. Wenn Punkt A das Tier, Punkt L die Lichtquelle bedeutet, und wenn ich die Annahme mache, dass die Drehung, welche die Theorie verlangt, beendet ist und also die Linie A L in die Symmetrieebene des Tieres zu liegen kommt, so kann dasselbe je nachdem, um welche Achse es sich gedreht hat, die verschiedensten Lagen einnehmen. Es kann sich folglich je nach der Richtung seiner Längsachse entlang einer jeden von A aus in der Papierebene verlaufenden Linie bewegen, von denen nur eine einzige, A L, zum Lichte führt, ohne die Bedingungen der Tropismentheorie zu verletzen. Deutlicher kann man die völlige Unfähigkeit derselben, dasjenige zu erklären, was zu erklären ihre einzige Aufgabe ist, nicht gut demonstrieren. Dass tatsächlich eine direkte Bewegung zum Lichte hin erfolgt, ist durch derartige physikalisch-chemische Annahmen, wie Loeb sie macht, überhaupt nicht zu erklären, es beweist vielmehr, dass im Innern des Organismus ein zweckmäßig funktionierender Mechanismus steckt, der eben auf den Lichtreiz hin die Bewegungsorgane so in Tätigkeit setzt, dass eine Gesamtbewegung nach dem Licht hin erfolgen muss.

Verantwortlich für das Zustandekommen des Tropismus ist folglich die morphologisch-physiologische Struktur des Tieres, die in jedem einzelnen Falle gesondert zu untersuchen ist.

### Die Unvereinbarkeit der Tropismentheorie mit dem Vorhandensein eines Reflexbogens.

Dieser letzte Satz leitet von selbst zu dem nächsten Kapitel über, welches den schwierigsten Teil der gesamten Kritik enthält.

Es erhebt sich nämlich dringend die Frage, in welchem Verhältnis die Tropismentheorie zur speziellen Struktur der Tiere steht, oder anders gesagt: Wenn ich nachweisen kann, dass der Reiz vom Auge aus eine bestimmte vorgeschriebene Bahn, einen sogen. Reflexbogen durchläuft, was hat dann angesichts dieser Tatsache die Tropismentheorie überhaupt noch für einen Sinn?

Der unbefangene Beobachter wird doch dann sicherlich dazu neigen, eben diesen Reflexbogen, der gewissermaßen einem Uhrwerk gleicht, wo ein Rad ins andere greift, bis die Zeiger sich bewegen, für die Ursache des Tropismus zu halten, woraus sich die Überflüssigkeit einer weiter her geholten Erklärung dieses Phänomens ergibt.

Wenn wir dagegen Loeb's Schriften durchblättern, werden wir zu unserem größten Erstaunen gewahr, dass die Auffassung dieses Forschers eine gänzlich andere ist. Am klarsten kommt das zum Ausdruck im Falle der Taschenkrabben, den wir ja, soweit Tatsächliches in Betracht kommt, bereits kennen lernten. Schon Jennings hatte ihm vorgehalten, dass das Verhalten dieser Tiere, der Seitwärtsgang, unvereinbar mit der Theorie sei, hierauf antwortet er nun, wie schon p. 487 zitiert wurde, folgendermaßen: „Ich bin aber geneigt, einen anderen Schluss zu ziehen, nämlich, dass bei den Krabben erstens eine durchaus andere Verbindung zwischen Netzhaut und Lokomotionsmuskeln vorliegt, als das bei den anderen Krebsen und sonstigen Tieren der Fall ist; und dass zweitens auch in bezug auf die Funktion der beiden Netzhäute eine besondere Eigentümlichkeit besteht, indem dieselben sich nicht wie symmetrische Oberflächenelemente verhalten."

Er leugnet also die Existenz des Reflexbogens nicht nur nicht, sondern er benutzt ihn geradezu zur Erklärung des Phänomens und trotzdem hält er die Tropismentheorie in vollstem Maße aufrecht! Die Lösung dieses Rätsels ist seinen bisherigen Kritikern meines Wissens nicht gelungen; sie ist nur möglich, wenn man den historischen Werdegang der Tropismentheorie berücksichtigt:

Diejenige Erscheinung, welche die Eigentümlichkeit der tropistischen Bewegungen am deutlichsten und aufdringlichsten zeigt, ist unstreitig der Galvanotropismus, die theoretische Beurteilung der übrigen Tropismen wurde durch einen Analogieschluss gewonnen, der an diese erstere Erscheinung anknüpfte. Nun sind aber die Verhältnisse beim Galvanotropismus ganz besonderer Natur. Er kommt im Freien nicht vor und ist ein reines Laboratoriumsprodukt. Soweit er in Betracht kommt, ist also das Tier keine Maschine, die für bestimmte Aufgaben, nämlich die Erhaltung des eigenen Lebens und die Fortpflanzung der Art zweckmäßig gebaut ist, sondern lediglich ein symmetrisches Gebilde, das eine beiderseits gleiche chemo-physikalische Struktur besitzt:

Begriffe wie Anpassung und Zweckmäßigkeit brauchen wir hier nicht, und wenn es einem Chemiker der Zukunft gelänge, aus anorganischer Materie ein Tier, dem Faust'schen Homunculus vergleichbar, zu erzeugen, so müsste auch dieses Wesen, dem Zweckmäßigkeit, Zuchtwahl, Anpassung etc. gänzlich fremd wären, mit Notwendigkeit die Erscheinungen des Galvanotropismus zeigen. Man kann in diesem Falle den Organismus etwa mit einem Kristall vergleichen, der zwar auch eine Struktur besitzt, aus welcher bei Einwirkung gewisser Energien bestimmte Folgeerscheinungen sich ergeben, demgegenüber aber den Begriff der Zweckmäßigkeit anzuwenden durchaus unmöglich wäre.

Der Fundamentalfehler, den Loeb und seine Anhänger machen, ist nun der, dass sie das beim Galvanotropismus Gefundene ohne weiteres auf die in der freien Natur vorkommenden Tropismen übertragen. Hier ist aber der Begriff der Zweckmäßigkeit kein lehrer Wahn. Wenn freilich Loeb den bereits oben erwähnten Grundsatz leugnet, dass das Tier eine für die Selbsterhaltung und die Fortpflanzung der Art zweckmäßig gebaute Maschine ist, dann könnte man nicht mit ihm diskutieren, ich nehme aber im Interesse seiner selbst und seiner Beurteilung als Naturforscher an, dass er so weit nicht geht. Gesteht er sich aber hierzu bereit, wogegen wir ihm zusichern, dass wir genau wie er die Handlungen der niederen Tiere als etwas Zwangsmäßiges auffassen und von einem freien Willen meistenteils nichts wissen wollen, so muss er uns auf einige Fragen Rede und Antwort stehen:

Zum Beispiel: Der heliotropischen *Balanus*-Larve dient das Auge schwerlich dazu, dass sie sich der Schönheit der sie umgebenden Natur erfreue; wir behaupten dies, weil wir, genau wie auch Loeb, ihr höhere Intelligenz und freien Willen absprechen. Wir werden folglich zu der Auffassung gedrängt, dass der Zweck des Auges — denn irgendeinen Zweck hat es doch sicherlich — in der Vermittlung der heliotropischen Reflexe besteht, wenigstens kennen wir sonst nichts, worauf die Wirksamkeit des Auges bezogen werden könnte. Hieraus folgt unmittelbar, dass auch der gesamte Reflexbogen, mit dem zusammen erst das Auge einen funktionsfähigen Apparat bildet, etwas Zweckmäßiges ist, und sind wir erst so weit, so ist schließlich die Auffassung nicht zu umgehen, dass die Grundbedingung des Tropismus eben dieser zweckmäßig gearbeitete und funktionierende Mechanismus des Reflexbogens ist, und dass die Energie dabei keine andere Rolle spielt, als dass sie diesen Apparat in Bewegung setzt.

Wenn Loeb auf diese Deduktion einwendet, dass alsdann sämtliche Tropismen einen biologischen Nutzen haben müssten, so habe ich darauf folgendes zu erwidern:

Das Gegenteil hiervon ist keineswegs erwiesen; wenn in zahlreichen Fällen der Tropismus sinnlos für das Tier oder gar schädlich zu sein scheint, so liegt das höchstwahrscheinlich daran, dass wir entweder den Nutzen, den er dem Tiere bietet, nicht verstehen, denn von den normalen Lebensbedürfnissen der niederen Tiere wissen wir erst blutwenig[10]), oder aber, dass der betreffende Forscher das Tier bei seinen Versuchen unnatürlichen Bedingungen ausgesetzt hat, ein Fall, der nur allzu häufig ist.

Ich möchte den Gedankengang der vorhergehenden Zeilen, da er vielleicht etwas schwierig ist, nochmals in verkürzter Form wiederholen.

Bleibt man bei den Tatsachen, so kann man nur feststellen, dass das Licht mit Hilfe des Auges und des daran anschließenden Reflexbogens eine bestimmte Bewegung auslöst, wobei das Licht die eine, der Reflexbogen die andere Bedingung für das Zustandekommen derselben ist. Hieraus kann man gar keinen Schluss ziehen, weder für noch gegen die Tropismentheorie. Diese bekommt erst dann einen Sinn, wenn man den Tatsachen eine bestimmte Deutung des Begriffs „Tier" unterlegt, indem man dasselbe einfach als ein Gebilde von bestimmter chemophysikalischer Struktur definiert, ohne irgendwelche Rücksicht auf die Zweckmäßigkeit seines Baues. Auf diese Struktur wirkt dann die blind waltende Naturkraft genau so ein wie etwa das Eisen auf die Magnetnadel, und so erhalten wir den Tropismus. Die hier zugrunde liegende Definition des Tieres ist aber falsch und folglich sind dies auch die aus ihm gewonnenen Schlussfolgerungen.

Das Tier ist vielmehr ein für die Aufgabe der Selbsterhaltung und der Fortpflanzung zweckmäßig gebauter Mechanismus, dies ist eine unbestreitbare Wahrheit. Aus ihr folgt, dass auch das einzelne Organ, z. B. das Auge, einen bestimmten Zweck besitzt, was sich übrigens auch schon aus dem zweckmäßigen Bau des Auges selbst ergibt, und wenn nun dies Auge nichts anderes bewirkt als eine heliotropische Bewegung, so muss letzten Endes auch der dieselbe vermittelnde Reflexbogen als ein zweckmäßig gebildeter Mechanismus betrachtet werden. Hieraus aber folgt, dass die Ursache des Tropismus eben dieser Mechanismus und dass die Tropismentheorie völlig überflüssig ist. Mit diesem Einwand ist die Tropismentheorie widerlegt, soweit niedere Tiere in Frage kommen, deren Augenfunktion sich mit den heliotropischen Bewegungen erschöpft.

Eine Einschränkung müssen wir aber machen bei hochentwickelten Sinnesorganen, hier liegt nämlich die Sache etwas kom-

10) Ein genaueres Eingehen auf diesen sehr interessanten Punkt würde hier viel zu weit führen. Ich möchte indessen auf die sehr lesenswerte Arbeit von V. Franz: „Die phototaktischen Erscheinungen im Tierreiche und ihre Rolle im Freileben der Tiere" hinweisen (Zool. Jahrb. Abt. f. allgem. Zool. 33, 1914).

plizierter. Wenn z. B. ein Auge sowohl zum Bildersehen eingerichtet ist als auch heliotropische Bewegungen vermittelt, so könnte man in der Tat annehmen, dass hier nur das Bildersehen der Zweck des Auges ist, der Heliotropismus aber eine von der Natur ungewollte Nebenwirkung der Struktur.

In diesem Falle könnte man also tatsächlich beinahe der Loeb'schen Auffassung beistimmen — wenn nicht die uns bereits bekannten Einwände existierten, die von den Einzelheiten der Bewegungen ausgehend die Theorie widerlegen. Die Existenz eines Reflexbogens macht also mindestens in sehr vielen Fällen die Tropismentheorie überflüssig und beraubt sie eines jeden Inhalts. Der Tropismus hat dann eben seine Ursache in dem Reflexbogen selbst. Ihn kann man so ohne weiteres weder „erklären" noch wegleugnen, er ist eine einfache Beobachtungstatsache, die für eine Theorie keinen Platz mehr lässt.

In allen Fällen ferner, wo nicht gerade ein solcher Reflexbogen scharf nachweisbar ist, aber ein Nervensystem existiert, das zwischen Muskeln und Hautsinneszellen vermittelt, ist es beinahe bis zur Gewissheit wahrscheinlich, dass es unsere operative Ungeschicklichkeit ist, die uns am Auffinden des Reflexbogens verhindert, und dass ein solcher nicht etwa fehlt. Auch hier können wir also der Tropismentheorie nur eine äußerst geringe Lebensberechtigung zusprechen. Ich möchte einen derartigen Fall näher zur Sprache bringen, weil er in sehr lehrreicher Weise dartut, zu welchen gewagten, völlig unbewiesenen Hilfsannahmen die Anhänger der Tropismentheorie sich versteigen. Davenport (1897) schreibt über den negativen Heliotropismus des Regenwurms: „*Die Sonnenstrahlen mögen horizontal und quer zu seiner Achse auffallen. Dann treffen ihn (den Regenwurm d. Verf.) die einwirkenden Strahlen seitlich, oder mit anderen Worten, er wird von einer Seite her beleuchtet und von der anderen nicht.* Da nun das Protoplasma beider Seiten auf eine gleiche Lichtstärke abgestimmt ist, so ist die weniger stark belichtete der optimalen Lichtstärke näher. Ihr Protoplasma befindet sich in einem phototonischen Zustand, während die stark belichtete ihren phototonischen Zustand verloren hat. Daher sind nur die verdunkelten Muskeln imstande, sich normal zu kontrahieren und die hell erleuchteten sind erschlafft. *Unter diesen Umständen krümmt sich das Tier nach der dunkleren Seite . . .*" Als Überschrift über das Ganze könnte man „Dichtung und Wahrheit" setzen. Wahrheit ist daran nur der in Kursivschrift gesetzte Vorder- und Schlussatz. Was dazwischen liegt, kann nur als Beweis einer reich begabten Phantasie bewundert werden, ein wissenschaftlicher Wert kommt ihm nicht zu. Gar nichts wissen wir davon, auf welche Lichtstärke das „Protoplasma" des Wurmes abgestimmt ist. Sein phototonischer Zustand ist uns gänzlich ver-

borgen und demzufolge auch die Wirkung des Lichts auf verdunkelte und belichtete Muskeln.

Stelle ich dem Einiges gegenüber, was wir wirklich wissen, dass nämlich in und dicht unter der Epidermis des Regenwurms Zellen sich befinden, deren ganzer Bau mit Sicherheit auf ihre Lichtempfindlichkeit schließen lässt, dass von ihnen Nerven zum Bauchmark ziehen und andere von da zum Hautmuskelschlauch, dass ferner der ganze Tropismus aufhört, wenn ich das Bauchmark zerstöre, so dass sich die Existenz eines Reflexbogens: Lichtempfindliche Hautsinneszellen, sensorische Nerven, Bauchmark, motorische Nerven und Muskelschlauch mindestens ahnen lässt, so kann ich es dem Leser getrost überlassen, welche von beiden Möglichkeiten, die des Reflexbogens oder die der Davenport'schen Annahmen die größere Wahrscheinlichkeit für sich hat. Immerhin bestände in diesem Falle eine gewisse Möglichkeit der Erklärung im Loeb'schen Sinne, vorausgesetzt, dass die früher gemachten Einwände ihre Gültigkeit verlören; und wenn wir uns schließlich denjenigen Fällen zuwenden, wo ein Reflexbogen überhaupt mit unseren derzeitigen Mitteln nicht nachweisbar ist, so werden wir, von diesem Standpunkte aus betrachtet, sogar in der Tropismentheorie die alleinige Beherrscherin der Lage kennen lernen.

Ich möchte hier zwei derartige Tropismen anführen. Der erste betrifft die Reaktionen auf Schwerkraftsreize bei solchen Tieren, die nachweisbar keine Statozysten besitzen bezw. den Geotropismus auch nach Entfernung dieser Organe noch aufweisen, der zweite die Wachstumserscheinungen gewisser Hydropolypen, die eine Einstellung des Tieres in die Richtung der Lichtstrahlen zur Folge haben. In beiden Fällen sind wir, wollen wir auf dem Boden der Tatsachen bleiben, gänzlich außerstande, die Erscheinung zu analysieren. Nichts ist bezeichnender für das ganze Wesen der Tropismentheorie, als dass sie gerade in diesen dunkelsten Winkeln unseres Wissens am üppigsten gedeiht. Es ist eben sehr viel leichter eine Theorie aufzustellen über Dinge, die man so gut wie gar nicht kennt als über solche, die gut studiert sind, wo dann die Theorie dauernd Gefahr läuft, an der rauhen Oberfläche der Tatsachen hier und dort hängen zu bleiben. Es wäre ihr hier nicht beizukommen, wenn nicht, nochmals gesagt, die anderen Einwände auch in diesen Fällen zu Recht beständen.

## Die Unerklärbarkeit der Zweckmäßigkeit der Tropismen.

Nachdem wir im Vorhergehenden die Einwände, die von der morphologischen Seite aus gegen die Tropismentheorie erhoben werden können, einigermaßen erschöpft haben, wollen wir unsere kritische Studie damit beschließen, dass wir das vorliegende Problem nun auch von der biologischen Seite her beleuchten.

Die Frage nach der Zweckmäßigkeit der Tropismen sei der Gegenstand unseres Interesses.

Bewegungsprobleme, wie die Tropismen eines darstellen, werden ja gemeinhin auf folgende Weise zu lösen versucht. Man betrachtet die Struktur des Tieres als das Gegebene und beschränkt sich darauf, die Bewegung als bedingt durch gewisse Elemente dieser Struktur und durch bestimmte äußere Reize nachzuweisen. Die Zweckmäßigkeit der Bewegung für den Gesamtorganismus ergibt sich bei einer solchen Betrachtungsweise ebenfalls als eine Folge der Struktur. Sie ist also, wo sie nachweisbar ist, eine reine Beobachtungstatsache, über deren Herkunft wir uns nicht weiter den Kopf zerbrechen.

Loeb dagegen geht einen anderen Weg. Für ihn ist, wie wir eingangs sahen, die Struktur des Organismus etwas durchaus Nebensächliches, über das er vollkommen hinweg sieht, um sich sofort den höheren Sphären der physikalischen Chemie zuzuwenden, dem Allerweltsheilmittel moderner Forschung. Die Bausteine der Tropismentheorie sind lediglich die Symmetrie des Tierkörpers und die blindwaltende unorganisierte Naturkraft, z. B. das Licht. Wenn aus dem Zusammenwirken dieser Faktoren eine nachweisbar zweckmäßige Handlung resultiert, so ist das etwas im höchsten Grade Erstaunliches, das dringend einer Erklärung bedarf. Diese also ist Loeb uns schuldig. Der einzige Weg, den er hierbei überhaupt nur gehen kann, ist die Selektionstheorie, zu der er beiläufig bemerkt, eine höchst sonderbare und widerspruchsvolle Stellung einnimmt.

Einerseits spricht er ihr jeden Wert ab und schreibt: „Wer seine Zeit nicht mit müßigen Wortspielereien vergeuden will, wird daher gut tun, die Instinkte in derselben Weise zu analysieren, wie das für die Vorgänge in der unbelebten Natur üblich ist, wo Begriffe wie Anpassung und natürliche Zuchtwahl sich als nutzlos erweisen; und wo es nur darauf ankommt, den Mechanismus des Geschehens klarzulegen“ (1913 p. 452). Dagegen finde ich eine andere Stelle, in der er ganz offen zugibt, „dass Spezies, welche Tropismen besäßen, durch welche die Fortpflanzung und Erhaltung der Art unmöglich würde, eben aussterben müssten“, was doch wohl im Prinzip auf ein Zugeben der Wirksamkeit des Selektionsgedankens hinauskommt.

Wie sich aber auch Loeb zu Darwin stellen möge, sicher ist, ob er es nun zugibt oder nicht, dass er seiner Bundesgenossenschaft bedarf, wenn er darauf ausgeht, die Zweckmäßigkeit der Tropismen zu erklären.

Hierbei ist es einerlei, ob es neben den nützlichen Tropismen auch indifferente oder gar schädliche gibt, was letzteres wir übrigens

mit großem Recht bestreiten können, s. S. 497, wenn nur das Entstehen der nützlichen klargestellt werden kann.

Wir wollen zunächst einige Beispiele solcher für den Gesamtorganismus zweckmäßiger Tropismen kennen lernen:

Es gibt zahlreiche Tiere, bei denen der Tropismus eine Fluchtbewegung darstellt, die sie vor feindlichen Angriffen rettet. So werden gewisse im freien Wasser lebenden Muschelkrebse auf mechanische Erschütterungen hin positiv geotropisch und negativ heliotropisch, d. h. sie suchen die tiefste und dunkelste Stelle ihres Gewässers auf. Anderseits gibt es Bewohner dunkler Lokalitäten, die auf Belästigungen solcher Art mit positivem Heliotropismus reagieren, wodurch sie etwa einem im Schlamme wühlenden Tiere entgehen können.

In anderen Fällen ist der Tropismus dem Nahrungserwerbe förderlich. Loeb selbst gibt als Beispiel hiervon das Benehmen der jungen Goldafterraupen an, die aus dem Winternest kriechend nur mit Hilfe des positiven Heliotropismus die jungen Blätter im Gipfel der Sträucher finden können.

Schließlich sei ein Fall erwähnt, wo derartige Bewegungen im Dienste des Atembedürfnisses stehen. Es wird nämlich der Wasserskorpion (*Nepa*) nach Verlust seiner Atemluft negativ geotropisch und positiv heliotropisch[11]). Vermöge dessen findet er mit Sicherheit an die Wasseroberfläche, wo er von neuem Luft schöpfen kann.

Zur gleichen Kategorie gehört wahrscheinlich auch der von Loeb beschriebene, auf Zusatz gewisser Säuren, besonders Kohlensäure hin eintretende positive Heliotropismus der Daphnien. Er dient den Tierchen vermutlich zum Aufsuchen reinerer Wasserschichten.

Schließlich gibt es zahlreiche Fälle, in denen der positive Heliotropismus eine zweckmäßige Schwärmbewegung junger Larven erzwingt, mit deren Hilfe sie sich im Wasser verbreiten.

Diese Beispiele ließen sich sehr erheblich vermehren, sie werden auch sicherlich in Zukunft im selben Maße zunehmen, als sich unsere Kenntnis der Lebensweise der niederen Tiere vertieft.

Wie kann nun Loeb, wenn er auf dem Boden der Tropismentheorie stehen bleibt, die sinnfällige Zweckmäßigkeit dieser Tropismen erklären?

Man muss sich den genauen Vorgang einer solchen Bewegung vergegenwärtigen, will man verstehen, worauf es hier ankommt. Bleiben wir bei der Goldafterraupe. Hier ist der Hunger die conditio sine qua non für das Eintreten des Tropismus, der seiner-

11) Baunacke, W. 1912. Statische Sinnesorgane bei den Nepiden. Morphol. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 34.

seits die Raupe zu den ernährenden Blättern hinführt. Wir haben also hier einen physiologisch schädlichen Zustand, der mit Notwendigkeit eine solche Bewegung zur Folge hat, welche eben diese Schädlichkeit beseitigt. Der Hunger ist also gewissermaßen sein eigener Arzt!

Es sind nicht viele Worte notwendig, um darzutun, dass wir hier nicht einem einfachen, sondern einem im Gegenteil erstaunlich komplizierten Vorgange gegenüberstehen. Wollen wir seine Entstehung mit Hilfe der Selektionstheorie begreifen (und einen anderen Weg besitzt Loeb, nochmals gesagt, überhaupt nicht), so schließt das die Annahme in sich, dass eine Ausmerzung nicht passender Individuen in doppelter Richtung vor sich ging: Einmal mussten alle diejenigen Raupen zugrunde gehen, die zufällig nicht gerade auf das Licht zu, sondern in irgendwie diaheliotropischem Sinne sich bewegten, und unter diesen auserwählten waren wiederum alle dem Tode geweiht, die den Tropismus unter anderen Umständen als denen des Hungers gleich nach dem Ausschlüpfen zeigten. Würde der Trieb z. B. bestehen bleiben, nachdem die Wipfel kahl gefressen sind, so wäre der Tod die sichere Folge hiervon.

Überdies muss man bedenken, dass bei beiden Arten der Auslese, die hier zu unterscheiden sind, die Übrigbleibenden der ganzen Sachlage nach nur eine verschwindende Minorität der Vernichteten sein könnten. Bei einer derartig energischen Dezimierung wäre es, wie mir scheint, das Wunderbarste, dass es überhaupt noch Goldafterraupen gibt.

Selektionstheoretische Betrachtungen führen niemals zu einem völlig sicheren Ergebnis, sondern immer nur zu gewissen Wahrscheinlichkeiten. Ich glaube gezeigt zu haben, dass in unserem Falle die Möglichkeit einer selektionistischen Deutung nur sehr gering ist. Sie wird natürlich noch ganz bedeutend geringer, wenn wir kombinierte Tropismen, wie sie die Muschelkrebse und der Wasserskorpion besitzen, ins Auge fassen. Mit dem Problem der Zweckmäßigkeit der Tropismen hat sich Loeb selbst nicht näher befasst. Es ist aber nicht ohne pikanten Reiz festzustellen, dass er, der die Beschäftigung mit den Fragen der Zuchtwahl als „eine Vergeudung der Zeit mit müßigen Wortspielereien“ ansieht, bei einer streng logischen Durcharbeitung seiner eigenen Theorie notwendigerweise zu geradezu ultradarwinistischen Schlüssen gedrängt wird.

## Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Wir sind mit unserer kritischen Betrachtung zu Ende. Lassen wir die einzelnen Punkte derselben noch einmal an unserem Auge vorüberziehen, so ergibt sich, methodisch geordnet, das Folgende. Zunächst ist leicht festzustellen, dass die Tropismentheorie nicht für sämtliche Tropismen Geltung hat, denn

I. fehlen in manchen Fällen die Voraussetzungen der Theorie und trotzdem kommen echte Tropismen, d. h. zwangsmäßige, in Bezug auf eine Energiequelle gerichtete Bewegungen zustande. Beispiele: Es fehlt die Energiewirkung beim Geotropismus, sofern er an das Vorkommen von Statocysten gebunden ist. Die Bewegung ist die Folge eines mechanischen durch den Statolithen verursachten Reizes.

II. sind in vielen Fällen zwar die notwendigen Voraussetzungen für die Theorie vorhanden, gleichwohl vollziehen sich die Tropismen in einer der Theorie widersprechenden Art. Beispiele: a) Seitwärtslaufen der Krabben, b) wechselbarer Heliotropismus gewisser Seetiere, c) Drehung um die horizontale, nicht in der Symmetrieebene liegende Querachse, bei sämtlichen tropistischen Bewegungen zu beobachten.

Es bleiben jetzt als möglicherweise durch die Theorie erklärbar nur noch diejenigen Fälle übrig, in denen symmetrische Tiere Drehungen um die Vertikalachse vollführen. Auch hier erweist sich aber die Theorie als unzulänglich, denn:

III. vermag sie nicht die Reaktion zu deuten, die von der verkehrt symmetrischen Stellung aus erfolgt;

IV. kann sie das überall zu beobachtende koordinierte Zusammenwirken beider Körperseiten nicht erklären;

V. vermag sie überhaupt nicht darzutun, warum die Drehung gerade immer um die Achse erfolgt, die auf der Verbindungslinie Tier—Energiequelle senkrecht steht; anders gesagt, sie kann überhaupt nicht erklären, wie das Tier zur Energiequelle hinfindet;

VI. ergibt sich leicht, dass in vielen Fällen bei Anwesenheit eines Reflexbogens die Theorie völlig überflüssig ist und eines Sinnes entbehrt, da die Bewegung durch den Reflexbogen allein schon hinreichend erklärt ist;

VII. kann sie die bei vielen Tropismen unleugbar vorhandene Zweckmäßigkeit in keiner zufriedenstellenden Weise deuten.

Dem gegenüber können wir als positives Ergebnis unserer Untersuchung den Satz aufstellen, dass überall, wo es Tropismen gibt, ein für die Aufgabe, das Tier zur Energiequelle hinzuführen, zweckmäßig gebauter Bewegungsmechanismus nachweisbar ist, und dass der Organismus bei der Bewegung stets als ein einheitliches Ganzes handelt.

Wir werden folglich nach wie vor bei unserer alten Auffassung bleiben können, dass die Tropismen gleich allen übrigen Reflexen ursprünglich individuelle Handlungen darstellen, die im Laufe der Zeiten mechanisch und zwangsmäßig geworden sind. Auch diese Auffassung wird freilich nicht jedermann befriedigen, denn sie schließt ebenfalls die Annahme gewisser unbewiesener

Voraussetzungen in sich ein; sie widerspricht aber wenigstens nicht den Tatsachen.

Wichtig erscheint mir vor allem der Gesichtspunkt, dass man die Tropismen nicht aus dem organischen Verbande der anderen Reflexe herausreißen soll. Betrachten wir die Reaktionen der Tiere auf das Licht, so finden wir vom einfachsten Beschattungsreflex bis zum Bildersehen eine kontinuierliche Kette stets komplizierter werdender Reflexe, deren Gemeinsames darin besteht, dass auf den Lichtreiz hin bestimmte Muskeln in Aktion treten. Physiologisch sind also diese Bewegungen einander alle gleich; es ist folglich unzulässg einige wenige von ihnen einer Erklärungsweise unterziehen zu wollen, die bei allen anderen von vornherein versagt.

Die hier zusammengestellten Einwände werden hoffentlich ausreichen, um die Tropismentheorie endgültig aus der zoologischen Literatur verschwinden zu lassen.

Insofern nur ist sie lehrreich, als sie uns zeigt, dass die Anwendbarkeit der anorganischen Naturwissenschaften auf die Probleme der Biologie nur eine sehr beschränkte ist. Ich möchte hier auf keinen Fall missverstanden werden. Gewiss gibt es zahllose Probleme und darunter viele von überragender Bedeutung, die nur mit Hilfe von Chemie und Physik lösbar sind. Es handelt sich dabei aber stets nur um das Studium einzelner Organe, etwa des Muskels, der ersichtlich eine chemische Kraftmaschine ist oder des Verdauungstractus, der eine chemische Fabrik darstellt. Hier und in tausend analogen Fällen, zu denen natürlich auch die Sinnesphysiologie gehört, findet der physikalische Chemiker ein Feld reichster Betätigung. — Sobald man aber das Zusammenwirken mehrerer Organe, sei es zu einem Organsystem oder einem ganzen Organismus, betrachtet, so stößt man überall, beim morphologischen Bau sowohl als auch bei allen physiologischen Vorgängen oder den sogenannten „psychischen“ Handlungen der Tiere auf Anpassungen, auf Zweckmäßigkeiten. Dies kann nur leugnen, wer die einzelnen Tatsachen nicht in genügender Weise kennt. Zweckmäßigkeiten aber kann man bekanntermaßen nicht mit physikalischer Chemie erklären. Das Übersehen dieses Punktes ist der hauptsächlichste Fehler Loeb's und seiner Anhänger.

Denn wir fanden überall bei den Tropismen, dass der ihnen zugrunde liegende Bewegungsmechanismus zweckmäßig konstruiert ist für seine Aufgabe, das Tier der Energiequelle zu oder von ihr wegzuführen.

Das Bestreben Loeb's, die Handlungen der niederen Tiere auf chemo-physikalische Prozesse zurückzuführen, dürfte daher für alle Zukunft vergeblich sein. Die von ihm vertretene Forschungsrichtung ist aber nicht nur an sich wenig fruchtbar, sondern sie führt geradezu zu einer gewissen Verflachung der ganzen Biologie,

keineswegs zu einer tieferen Auffassung derselben, indem sie dazu verleitet, das ganze jeweils zu erforschende Problem für erledigt zu halten, sobald nur die chemo-physikalische Seite desselben aufgeklärt ist.

Der Nachweis z. B., dass die Spermatozoen der Farne durch Äpfelsäure angelockt werden, erscheint Alsogesinnten als eine völlig erschöpfende Feststellung. Der „Mechanismus" des Vorganges ist aufgeklärt, und man wendet sich befriedigt anderen Dingen zu. Was ist damit eigentlich gewonnen? Das Problem besteht doch wohl darin, dass das Archegonium gerade denjenigen Stoff ausscheidet, auf welchen das Spermatozoon reagiert. Das ist eine raffinierte Anpassung, und solche finden wir überall bei genauerem Zusehen; wer aber nur auf chemo-physikalische Ergebnisse Ausschau hält, läuft an diesem Hauptproblem einfach vorbei, ohne es auch nur zu sehen. Die Biologie ist in erster Linie eine historische Wissenschaft, sie handelt von gewordenen Dingen, deren Erforschung notwendigerweise nach anderen Gesichtspunkten vor sich gehen muss als die Erforschung irgendeiner anorganischen Materie. Physik und Chemie lehren uns höchstens das Handwerkzeug kennen, dessen die Natur im Bereiche des Lebendigen sich bedient, um irgendeinen Zweck zu erreichen, an die tieferen Probleme reichen sie nirgends heran.

Nur wenn der Physico-Chemiker sich dessen stets bewusst bleibt, vermag er innerhalb der Biologie eine gedeihliche Tätigkeit zu entfalten.

Weimar im Oktober 1915.

## Die Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen bei Mehrlinggeburten des Menschen und des Schweins.

### Eine biostatistische Untersuchung

von **Georg Duncker.**

### Inhaltsübersicht.

I. Methodisches.

1. Problemstellung.
2. Die Behandlung des Problems bei Zwillinggeburten.
3. Erweiterung derselben auf Drillinggeburten.
4. Die allgemeine Behandlung des Problems.
5. Messung der Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Berechnung.

II. Resultate.

6. Das Untersuchungsmaterial und seine wesentlichen Eigenschaften.
7. Die Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen menschlicher Mehrlinggeburten.
8. Die Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen bei Mehrlinggeburten des Schweins.
9. Diskussion der Resultate.
10. Zusammenfassung der Ergebnisse.

## I.

1. Unter den menschlichen Geburten überhaupt machen Mehrlinggeburten nur einen sehr geringen Bruchteil (1,2—1,3 %) aus. Bekannt sind bisher Zwilling- bis Fünflinggeburten, von denen jedoch nur Zwilling- und Drillinggeburten noch regelmäßig zur Beobachtung gelangen; Vier- und Fünflinggeburten zusammen bezifferten sich in Preußen während der Jahre 1826—1879 auf etwa $2 : 10^6$ (Hensen, p. 250).

Das Verhältnis der Geschlechter bei der Gesamtheit der Geborenen wird durchschnittlich auf rund 106 ♂ : 100 ♀ angegeben. Das Interesse an der Geschlechtsverteilung bei Mehrlinggeburten aber erstreckt sich nicht nur auf das bloße Zahlenverhältnis der Geschlechter, sondern auch auf die relative Häufigkeit der einzelnen Geschlechtskombinationen bei ihnen.

Liegen $n$ Fälle $v$-facher Mehrlinggeburten vor, so sind folgende Geschlechtskombinationen darunter denkbar:

| | |
|---|---|
| $v$ ♂, 0 ♀ | 0 ♂, $v$ ♀ |
| $v-1$ ♂, 1 ♀ | 1 ♂, $v-1$ ♀ |
| $v-2$ ♂, 2 ♀ | 2 ♂, $v-2$ ♀ |
| etc. | etc. |

Bezeichnet man die Frequenz einer einzelnen dieser Geschlechtskombinationen unter den $n$ Fällen mit $f$, so ist

$$f_{v,0} + f_{v-1,1} + f_{v-2,2} + \cdots + f_{2,v-2} + f_{1,v-1} + f_{0,v} = n. \tag{1}$$

Dann ist offenbar die Gesamtzahl der ♂ bezw. der ♀ in den $n$ Fällen $v$-facher Mehrlinggeburten

$$\left.\begin{aligned} \Sigma(♂) = m = v f_{v,0} + (v-1) f_{v-1,1} + (v-2) f_{v-2,2} + \cdots + 2 f_{2,v-2} + f_{1,v-1} \\ \Sigma(♀) = w = f_{v-1,1} + 2 f_{v-2,2} + \cdots + (v-2) f_{2,v-2} + (v-1) f_{1,v-1} + v f_{0,v} \end{aligned}\right\} \tag{2}$$

und die Gesamtzahl aller Geborenen

$$m + w = vn. \tag{3}$$

Für rechnerische Zwecke am bequemsten drückt man das Zahlenverhältnis der Geschlechter innerhalb einer Anzahl gleichklassiger Mehrlinggeburten durch die relative Differenz der Anzahlen ihrer männlichen und weiblichen Geborenen aus, d. h. durch die „Geschlechtsdifferenz“

$$d = \frac{m-w}{m+w} = \frac{m-w}{vn}, \tag{4}$$

wo $d$ so lange positiv, als $m > w$. Dann ist der wahrscheinliche Fehler von $d$

$$\mathrm{E}(d) = 0{,}67449 \sqrt{\frac{1-d^2}{2vn}}, \tag{5}$$

und ferner

$$m = \frac{vn}{2}(1+d), \qquad w = \frac{vn}{2}(1-d). \tag{6}$$

Männliche und weibliche Einlinggeburten verhalten sich also stets wie $(1+d) : (1-d)$.

Im Durchschnitt aller Geburten ist ziemlich genau $d = 0{,}03$, so dass $m : w = 515 : 485$. Dies Zahlenverhältnis trifft, infolge ihres enormen Überwiegens, vor allem für Einlinggeburten zu (Preußen: $d = 3{,}08 \pm 0{,}01\,\%$, Hamburg: $d = 2{,}89 \pm 0{,}14\,\%$). Bei Mehrlinggeburten dagegen finden sich oft deutliche Abweichungen von demselben (s. Tab. I).

Die Frequenzverteilung der einzelnen Geschlechtskombinationen innerhalb einer gegebenen Anzahl $v$-facher Mehrlinggeburten ist natürlich wesentlich von dem Zahlenverhältnis der Geschlechter bei ihnen, resp. von der Geschlechtsdifferenz $d$, abhängig. Wären keinerlei besondere Ursachen vorhanden, welche das Auftreten einzelner dieser Kombinationen begünstigen oder behindern, so müssten ihre Frequenzen denjenigen entsprechen, welche sich der Wahrscheinlichkeitsrechnung gemäß bei der zufälligen Kombination von $m$ schwarzen und $w$ weißen, gleich zusammen $vn$, Kugeln zu $n$ Gruppen von je $v$ Kugeln für diese Gruppen ergeben würden. Diese betragen

$$n\frac{(m+w)_v}{(vn)_v} = \frac{n}{(vn)_v}(m_v + m_{v-1}w + m_{v-2}w_2 + \cdots + m_2 w_{v-2} + m w_{v-1} + w_v), \quad (7)$$

so dass allgemein, wenn $\alpha + \beta = v$ und sowohl $\alpha$ wie $\beta$ nicht kleiner als 0 und nicht größer als $v$ gedacht werden,

$$\begin{aligned} f_{\alpha\beta} &= n\frac{m_\alpha w_\beta}{(vn)_v} \\ &= n\frac{m!\ w!\ v!\ (vn-v)!}{\alpha!\ (m-\alpha)!\ \beta!\ (w-\beta)!\ (vn)!} \\ &= n\frac{m(m-1)\cdots(m-\alpha+1)\,w(w-1)\cdots(w-\beta+1)\,v!}{\alpha!\ \beta!\ vn(vn-1)\cdots(vn-v+1)}. \end{aligned}$$

Sind nun, wie bei unserem Material, $m$, $w$ und $n$ groß (drei- und mehrstellige Zahlen) im Vergleich zu $v$ (2—5) und daher erst recht im Vergleich zu $\alpha$ und $\beta$, so wird der Quotient der Produkte

$$\frac{[m(m-1)\cdots(m-\alpha+1)]\ [w(w-1)\cdots(w-\beta+1)]}{vn(vn-1)\cdots(vn-v+1)}$$

bei wachsendem Verhältnis $n : v$ immer mehr identisch mit dem Quotienten der Potenzen

$$\frac{m^\alpha w^\beta}{(vn)^v}.$$

Ferner ist, da $\alpha + \beta = v$,

$$\frac{v!}{\alpha!\ \beta!} = v_\alpha = v_\beta$$

und daher merklich

$$\frac{m_\alpha w_\beta}{(vn)_v} = v_\beta \frac{m^\alpha w^\beta}{(vn)^v},$$

so dass man die wahrscheinlichen Frequenzen der Geschlechtskombinationen mit befriedigender Annäherung durch die Glieder des Binoms

$$\frac{n}{(vn)^v}(m+w)^v = \frac{n}{(vn)^v}[m^v + vm^{v-1}w + r_2 m^{v-2}w^2 + \cdots + r_2 m^2 w^{v-2} + vmw^{v-1} + w^v] \quad (8)$$

darstellen kann.

In dieser Näherungsform[1]) sind nun noch weitere Vereinfachungen der Rechnung möglich. Es ist nämlich, da

$$(m+w)^v = \left[\frac{vn}{2}(1+d) + \frac{vn}{2}(1-d)\right]^v,$$

auch

$$\frac{n}{(vn)^v}(m+w)^v = \frac{n}{2^v}[(1+d)+(1-d)]^v \quad (9)$$

$$= \frac{n}{2^v}[(1+d)^v + v(1+d)^{v-1}(1-d) + r_2(1+d)^{v-2}(1-d)^2 + \cdots]$$

$$= \frac{n}{2^v}[(1+d)^v + v(1+d)^{v-2}(1-d^2) + r_2(1+d)^{v-4}(1-d^2)^2 + \cdots],$$

so dass die zu erwartende Frequenz einer einzelnen Geschlechtskombination $\alpha\beta$ unter $n$ $v$-fachen Mehrlinggeburten,

so lange $\alpha > \frac{v}{2} > \beta$, durch

$$f_{\alpha\beta} = v_\beta (1+d)^{\alpha-\beta}(1-d^2)^\beta,$$

wenn $\alpha = \frac{v}{2} = \beta$, durch

$$f_{\alpha\beta} = v_{\frac{v}{2}} (1-d^2)^{\frac{v}{2}},$$

sobald $\alpha < \frac{v}{2} < \beta$, durch

$$f_{\alpha\beta} = v_\alpha (1-d)^{\beta-\alpha}(1-d^2)^\alpha$$

ausgedrückt werden kann.

---

1) Auffälligerweise scheint diese Näherungsform als solche nirgends hervorgehoben. Hensen (p. 251) wendet sie nach v. Fricks ohne weitere Erklärung an, und Cobb (p. 501) drückt sich dahin aus, dass die Erwartung der Geschlechtsverteilung bei Zwillingpaaren der „Mendelian ratio" 1 : 2 : 1 entspreche. — Die Frequenzen beider Rechnungsformen für die Geschlechtskombinationen unter 100 Zwillinggeburten sind, falls $d = 0{,}03$

| | $f_{20}$ | $f_{11}$ | $f_{02}$ | $f_{11} : (n - f_{11})$ |
|---|---|---|---|---|
| Kombinatorisch | 26,397 | 50,206 | 23,397 | 1,008 |
| Binomial | 26,522 | 49,955 | 23,523 | 0,998. |

Somit wären die einzelnen möglichen Geschlechtskombinationen unter $n$ Zwillinggeburten mit den wahrscheinlichen Frequenzen

$$f_{20} = \frac{n}{4}(1+d)^2, \quad f_{11} = \frac{n}{2}(1-d^2), \quad f_{02} = \frac{n}{4}(1-d)^2$$

und unter $n$ Drillinggeburten mit den wahrscheinlichen Frequenzen

$$f_{30} = \frac{n}{8}(1+d)^3, \quad f_{21} = \frac{3n}{8}(1+d)(1-d^2), \quad f_{12} = \frac{3n}{8}(1-d)(1-d^2),$$

$$f_{03} = \frac{n}{8}(1-d)^3$$

zu erwarten, falls keine Beeinflussung der Frequenzen einzelner Geschlechtskombinationen durch besondere Bedingungen stattfände.

Der Vergleich der beobachteten mit den wahrscheinlichen Frequenzen zeigt nun, dass zwischen beiden sehr ausgeprägte Verschiedenheiten bestehen, derart, dass eingeschlechtliche Geburten wesentlich häufiger, zweigeschlechtliche wesentlich seltener vorkommen als der Wahrscheinlichkeitsrechnung gemäß zu erwarten wären. Z. B. findet man für Preußen in den Jahren 1826—1879 nach Hensen (p. 250) bei

| 1000 Zwillinggeburten | ♂♂ | ♂♀ | ♀♀ | $d$ |
|---|---|---|---|---|
| Beobachtung | 326 | 371 | 303 | 0,0230 |
| Wahrscheinlichkeit[2]) | 261,7 | 499,6 | 238,7 | |

| 1000 Drillinggeburten | ♂♂♂ | ♂♂♀ | ♂♀♀ | ♀♀♀ | $d$ |
|---|---|---|---|---|---|
| Beobachtung | 245 | 285 | 245 | 225 | 1 : 30 |
| Wahrscheinlichkeit[2]) | 137,9 | 387,1 | 362,1 | 112,9 | |

Es müssen also Bedingungen existieren, die entweder das Auftreten eingeschlechtlicher Mehrlinggeburten begünstigen oder dasjenige zweigeschlechtlicher behindern.

2. Nun sind von Tieren (Vögeln, Reptilien, Knochenfischen) zahlreiche Beobachtungen bekannt, dass sich gelegentlich aus einem Ei — vielleicht infolge von Überbefruchtung durch mehrere Spermatozoen oder von Teilung des Keimbläschens — zwei Individuen entwickeln können, die in diesem Falle gleichen Geschlechts sind. Ferner führt Hensen (p. 202) Beobachtungen Ahlfeld's an, dass auf je 8,15 menschliche Zwillinggeburten je eine mit gemeinsamem Chorion für beide Früchte kommt, die dann (l. c. p. 209) ebenfalls gleichgeschlechtlich sind. Für Zwillinggeburten ist daher die Annahme wahrscheinlich, dass die Verschiedenheit der beobachteten und der berechneten Frequenzen der einzelnen Geschlechtskombi-

2) v. Fricks' bei Hensen (p. 251) wiedergegebene wahrscheinliche Frequenzen sind ungenau. Ausgehend von dem Geschlechtsverhältnis 514,42 ♂ : 485,58 ♀ ($d = 0{,}02884$) bei der Gesamtheit der Geborenen berechnet er sowohl die Zwillings- wie die Drillinggeburten mit $d = 0{,}02800$, ohne dies zu begründen.

nationen auf einem durch besondere Bedingungen hervorgerufenen Überschuss ihrer eingeschlechtlichen Kombinationen beruht. Dagegen ist kein zureichender Grund für die Annahme einer Verminderung der zweigeschlechtlichen Kombination bekannt[3]).

Demnach lassen sich die beobachteten $n$ Fälle von Zwillinggeburten als aus $n'$ Fällen „bedingungsfreier", ein- und zweigeschlechtlicher und aus $n - n'$ Fällen „bedingter"[4]) und dann stets eingeschlechtlicher zusammengesetzt vorstellen. Da die zweigeschlechtliche Kombination nach dieser Auffassung als bedingungsfrei gilt und deshalb ihre empirische Frequenz ($f_{11}$) unverändert bleiben muss, so ist notwendig

$$\frac{n'}{2^2}[2^2 - (1+d)^2 - (1-d)^2] = f_{11}$$

oder

$$n' = \frac{2f_{11}}{1-d^2}$$

und selbstverständlich $n > n'$, so lange außer bedingungsfreien auch bedingte eingeschlechtliche Zwillinggeburten vorkommen.

Dann ergeben sich die Frequenzen der verschiedenen Geschlechtskombinationen bedingungsfreier Zwillinggeburten ($f'_{\alpha\beta}$) aus

$$\frac{n'}{4}[(1+d)+(1-d)]^2 = \frac{f_{11}}{2}\left(\frac{1+d}{1-d} + 2 + \frac{1-d}{1+d}\right),$$

mithin

$$f'_{20} = \frac{f_{11}}{2}\,\frac{1+d}{1-d}, \quad f'_{11} = f_{11}, \quad f'_{02} = \frac{f_{11}}{2}\,\frac{1-d}{1+d}.$$

Hiernach erhält man aus den preußischen Beobachtungen unter 1000 Zwillinggeburten ($d = 0{,}0230$)

| ♂, ♀ | 2,0 | 1,1 | 0,2 | $\Sigma$ |
|---|---|---|---|---|
| Bedingungsfreie ($f'$) | 194,2 | 371 | 177,2 | $742{,}4 = n'$ |
| Bedingte ($f - f'$) | 131,8 | — | 125,8 | 257,6 |
| Beobachtet ($f$) | 326 | 371 | 303 | $1000 = n$ |
| $(f - f') : f$ | 0,4043 | — | 0,4152 | 0,2576. |

Die Gesamtheit beobachteter Zwillinggeburten erscheint also in zwei Gruppen aufgelöst, deren eine, die bedingungsfreie, ein- und zweigeschlechtliche Geburtenkombinationen umfassend, 74,24 % und deren andere, die bedingte, nur eingeschlechtliche Kombinationen

3) Über die Berechtigung der Annahme selektiver Verminderung zweigeschlechtlicher Zwillinggeburten siehe die Anmerkung am Schluss dieses Abschnittes.

4) Ich wähle diese Bezeichnungen, weil in den Adjektiven „bedingungsfrei" und „bedingt" nichts von einem physiologischen Erklärungsversuch enthalten ist, der m. E. bei einer ausschließlich statistischen Behandlung des Gegenstandes unberechtigt wäre.

enthaltend, 25,76 % der Gesamtheit beträgt. Letztere ist jedoch mehr als doppelt so groß wie der Prozentsatz der Zwillinggeburten mit gemeinschaftlichem Chorion (12,29 %); das Auftreten eines solchen kann daher nicht die einzige Bedingung der Eingeschlechtlichkeit ihrer Geburtenkombinationen sein.

Nun ist nach (2) und (6)

$$f_{20} = \frac{n(1+d) - f_{11}}{2},$$

ferner

$$f'_{20} = \frac{f_{11}}{2} \frac{1+d}{1-d};$$

daher beträgt die Anzahl bedingter männlicher Zwillinggeburten

$$f_{20} - f'_{20} = \frac{n(1+d)}{2} - \frac{f_{11}}{1-d}$$

$$= \frac{n-n'}{2}(1+d)$$

und dementsprechend die Anzahl bedingter weiblicher

$$f_{02} - f'_{02} = \frac{n(1-d)}{2} - \frac{f_{11}}{1+d}$$

$$= \frac{n-n'}{2}(1-d).$$

Das Zahlenverhältnis zwischen den eingeschlechtlichen männlichen und weiblichen bedingten Zwillinggeburten ist somit ein anderes als dasjenige zwischen den entsprechenden bedingungsfreien; erstere verhalten sich wie $(1+d):(1-d)$, letztere dagegen wie $(1+d)^2:(1-d)^2$, oder mit anderen Worten: die bedingten Zwillinggeburten verhalten sich hinsichtlich ihrer Geschlechtsverteilung abweichend von den bedingungsfreien, nicht wie Zwilling-, sondern wie Einlinggeburten.

Die relative Häufigkeit bedingter männlicher unter sämtlichen männlichen Zwillinggeburten beträgt

$$\frac{f_{20} - f'_{20}}{f_{20}} = \frac{n(1-d^2) - 2f_{11}}{n(1-d^2) - f_{11}(1-d)}$$

$$= \frac{2(n-n')}{2n - n'(1-d)},$$

die relative Häufigkeit bedingter unter sämtlichen weiblichen Zwillinggeburten

$$\frac{f_{02} - f'_{02}}{f_{02}} = \frac{n(1-d^2) - 2f_{11}}{n(1-d^2) - f_{11}(1+d)}$$

$$= \frac{2(n-n')}{2n - n'(1+d)}.$$

Die Frequenzen der einzelnen Geschlechtskombinationen der bedingungsfreien Vierlinggeburten verhalten sich ihrer Wahrscheinlichkeit entsprechend, so dass

$$f'_{40} : f'_{04} = 0{,}5643,$$

die der bedingten wie

$$(f_{40} - f'_{40}) : (f_{04} - f'_{04}) = 0{,}8134$$

oder ähnlich wie $\frac{1+d}{1-d} = 0{,}8667$. Es besteht also eine wesentlich stärkere Annäherung des Verhaltens bedingter Vierling- an dasjenige von Einlinggeburten, als wir solche bei Drillingen fanden, und damit eine bedeutende Abweichung von demjenigen bedingungsfreier eingeschlechtlicher Vierlinggeburten.

Die zur Herstellung der hypothetischen Frequenzreihe der Geschlechtskombinationen an $f_{40} - f'_{40}$ resp. an $f_{04} - f'_{04}$ vorzunehmende Korrektur ist daher sehr klein (8,57 statt 8,28 resp. 9,89 statt 10,18) und die Differenzen zwischen den hypothetischen und den empirischen Frequenzen überschreiten in allen Fällen kaum den wahrscheinlichen Fehler der letzteren, während die wahrscheinlichen Frequenzen stets erheblich von beiden abweichen. Die entsprechenden relativen Deckungsfehler der graphischen Darstellungen betragen $3{,}47 \pm 1{,}41$ resp. $18{,}32 \pm 2{,}97$ %.

Die für Zwillinggeburten nachweisbare Zusammensetzung der Frequenzen aus rund 74 % bedingungsfreier, dem Wahrscheinlichkeitsgesetz folgender, ein- und zweigeschlechtlicher und aus rund 26 % bedingter, sich wie Einlinggeburten verhaltender, eingeschlechtlicher Kombinationen gilt offenbar auch für die höheren Klassen menschlicher Mehrlinggeburten und zwar, was besonders beachtenswert, unter annähernder Innehaltung desselben Zahlenverhältnisses.

8. Vergleicht man die Befunde an den Mehrlinggeburten des Menschen mit denjenigen an solchen des Schweins, so findet man bei ihnen wesentliche Verschiedenheiten.

Unter den Zwillinggeburten des Schweins sind eingeschlechtliche seltener als nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwarten; sie betragen 46,5 % der Gesamtheit oder nur 0,93 ihrer wahrscheinlichen Menge. Die auf die menschlichen Befunde angewandten Erwägungen sind daher für dies Material hinfällig. Bedingte eingeschlechtliche Zwillingpaare treten überhaupt nicht auf: von den eingeschlechtlichen verhalten sich die männlichen zu den weiblichen wie 0,9720, also ziemlich genau wie $\left(\frac{1+d}{1-d}\right)^2 = 0{,}9739$ und deutlich verschieden von $\frac{1+d}{1-d} = 0{,}9869$. Der relative Fehlbetrag eingeschlechtlicher Zwillinggeburten beim Schwein (7 %) ist

numerisch viel geringer als der relative Überschuss solcher beim Menschen (rund 26 %). Daher stimmt hier auch die wahrscheinliche mit der empirischen Verteilung der Geschlechtskombinationen ziemlich gut überein ($\Delta = 2{,}35 \pm 0{,}48$ %).

Unter den Drillinggeburten des Schweins machen die eingeschlechtlichen 26,5 % der Gesamtheit aus oder sie sind 1,06mal so häufig wie nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwarten. Ferner sind der Analyse nach 6,4 (♂) resp. 8,2 (♀) % der eingeschlechtlichen und 1,9 % der Gesamtheit bedingte. Das Verhältnis bedingter zu bedingungsfreien eingeschlechtlichen Drillinggeburten ist daher kaum von Null verschieden:

$$\frac{f_{30} + f_{03}}{f'_{30} + f'_{03}} - 1 = 0{,}08.$$

Die Frequenzen bedingter männlicher und weiblicher Geburten (5,65 + 6,15) sind kleiner resp. kaum größer als die wahrscheinlichen Fehler der eingeschlechtlichen männlichen und weiblichen Geburten überhaupt; man kann ihnen daher keine Sicherheit beimessen. Die für die hypothetische Verteilung erforderliche Korrektur derselben ist geringfügig und die hypothetische Verteilung stimmt mit der empirischen fast völlig überein; aber auch die wahrscheinliche weicht von der letzteren nur unbedeutend ab. Die relativen Deckungsfehler in beiden Vergleichen betragen $0{,}12 + 0{,}09$ und $1{,}08 \pm 0{,}28$ %.

Von den Vierlinggeburten des Schweins sind 12,8 %, also ebensoviele, wie der Wahrscheinlichkeitsrechnung entsprechen, eingeschlechtlich. Der Zahl zweigeschlechtlicher Kombinationen nach wären nur 0,3 % der Gesamtheit bedingte eingeschlechtliche. So wird die hypothetische Verteilung fast vollkommen identisch mit der wahrscheinlichen, und beide stimmen gut mit der empirischen überein ($\Delta = 1{,}37 + 0{,}37$ resp. $1{,}43 + 0{,}38$ %); der Deckungsfehler der hypothetischen und der wahrscheinlichen Frequenzverteilung beträgt sogar nur 0,20 %.

Von den Fünflinggeburten des Schweins sind 6,9 statt der wahrscheinlichen 6,3 % eingeschlechtlich; an bedingten würden sich 0,7 % der Gesamtheit ergeben. So stimmen wiederum die hypothetische und die wahrscheinliche Verteilung der Geschlechtskombinationen sowohl untereinander wie mit der empirischen gut überein; die entsprechenden Deckungsfehler sind: empirisch-hypothetisch $3{,}47 + 0{,}94$ %, empirisch-wahrscheinlich $3{,}32 + 0{,}92$ %, hypothetisch-wahrscheinlich 0,56 %.

Unter den Mehrlinggeburten des Schweins lassen sich also, mit zweifelhafter Ausnahme der Drillinge, bedingte eingeschlechtliche Geburtenkombinationen nicht nachweisen. Daher entspricht

bei ihnen die hypothetische Verteilung sehr genau der wahrscheinlichen.

9. Beim Menschen bilden Mehrlinggeburten 1,2 1,3 %, beim Schwein 98,5, resp. auf die einzelnen Uterushörner berechnet, 89,4 % der sämtlichen Geburten. Mit diesem Gegensatz in der Häufigkeit der Mehrlinggeburten verbindet sich ein solcher der Verteilung ihrer einzelnen Geschlechtskombinationen. Während diese beim Schwein ihrer Wahrscheinlichkeit entspricht, die Geschlechtskombinationen hier also nicht merklich beeinflußt von begünstigenden oder behindernden Bedingungen auftreten, läßt die Verteilung der Geschlechtskombinationen menschlicher Mehrlinggeburten eine ganz andere Gesetzmäßigkeit erkennen, welche bei Zwillingen strikt, bei Drillingen und Vierlingen mit überzeugender Annäherung inne gehalten wird. Diese Gesetzmäßigkeit besteht darin, dass neben bedingungsfreien, ein- und zweigeschlechtlichen Geburten, deren Frequenzverteilung der Wahrscheinlichkeit ihrer möglichen Geschlechtskombinationen entspricht, ein stets beträchtlicher, wenig variabler Prozentsatz (24—30, im Mittel etwa 26 %) als bedingt bezeichneter, eingeschlechtlicher Geburten auftritt, die sich ihrer Geschlechtsverteilung nach zueinander wie Einlinggeburten verhalten.

Den Befunden entspricht die Vorstellung, dass die unbefruchteten Eier getrenntgeschlechtlich und für das Geschlecht der daraus hervorgehenden Individuen allein bestimmend sind, die Spermatozoen dagegen keinen Einfluß auf das letztere ausüben. Dann ist die Geschlechtsdifferenz der Geborenen gleich derjenigen der bei den fortpflanzungsfähigen Weibchen der Art produzierten männlichen und weiblichen Eier. Die Geschlechtskombinationen von Mehrlinggeburten müssen daher so lange wahrscheinlichkeitsgemäß auftreten, wie sie einer ihnen entsprechenden Anzahl von Eiern entstammen, und in diesem Fall verhalten sich die eingeschlechtlichen Kombinationen wie $(1+d)^r : (1-d)^r$. Wenn dagegen aus irgendwelchen Ursachen mehrere Individuen aus einem einzigen Ei hervorgehen, so müssen diese nicht nur gleichgeschlechtlich sein, sondern die Gesamtheit derartiger eingeschlechtlicher männlicher und weiblicher Geburtenkombinationen muß auch das konstante Verhältnis $(1+d) : (1-d)$ ergeben, welcher Klasse von Mehrlinggeburten sie immer angehören. Dann entsprechen die im Verlauf dieser Arbeit als bedingt bezeichneten Mehrlinggeburten solchen, die einem einzigen Ei entstammen.

Dieser Vorstellung stehen jedoch mehrere Schwierigkeiten entgegen. Zunächst bleibt unklar, weswegen eineiige Mehrlinggeburten beim Menschen regelmäßig, beim Schwein dagegen nicht auftreten. Man könnte hierin eine Folge der ungleichen Ovulation beider Arten erblicken. Z. B. wäre, gleichmäßige Veranlagung derselben zu eineiiger Mehrlingentwicklung vorausgesetzt, denkbar, dass der bloße

Umstand, dass einem einzelnen Ei beim Menschen, dagegen gleichzeitig mehreren beim Schwein, die Existenzbedingungen des Uterus zuteil werden, eine hypertrophische Entwicklung des ersteren begünstigt, der letzteren behindert, und zwar dies um so mehr, je mehr von ihnen sich gleichzeitig im Uterus[9]) resp. im Uterushorn befinden. Eine andere Denkbarkeit wäre, dass Überbefruchtung eines Einzeleies durch mehrere Spermatozoen in einem ungeteilten Uterus leichter als in einem weitgehend geteilten stattfinden kann, da auf die gleiche Anzahl von Eiern in ersterem eine relativ größere Quantität Sperma und diese vielleicht mit größerer Geschwindigkeit gelangt als in letzterem.

Ferner bleibt unverständlich, weswegen der Prozentsatz bedingter unter den menschlichen Mehrlinggeburten annähernd konstant ist. Zur Aufklärung dieses Umstandes könnte vielleicht eine Statistik über die Verteilung der Mehrlinggeburten, nach ihren Geschlechtskombinationen geordnet, auf die Gebärenden beitragen, vor allem auch in der Hinsicht, ob sich bei den letzteren Mehrlinggeburten individuell oder familienweise wiederholen und ob sich dabei eine Scheidung bedingter eingeschlechtlicher von bedingungsfreien ein- und zweigeschlechtlichen derselben im Sinne des von uns gefundenen Zahlenverhältnisses herausstellt, so dass einige Mütter resp. Stämme von solchen nur bedingte, andere nur bedingungsfreie Mehrlinggeburten (in erster Linie natürlich Zwillingpaare) zur Welt bringen.

Endlich widerspricht, allerdings wohl nur scheinbar, der oben dargelegten Vorstellung der Umstand, dass die Geschlechtsverteilung der Einlinge von der der Mehrlinge abweicht. Nachstehend gebe ich eine Zusammenfassung derselben aus den Tabellen I und II.

Tabelle III.

| Einlinge | ♂ | ♀ | $d$ | ♂ : ♀ |
|---|---|---|---|---|
| Preußen 1826—1879 | 19532156 | 18365915 | 0,03077 | |
| Hamburg 1904—1908 | 59455 | 56110 | 0,02894 | |
| Summe | 19591611 | 18422025 | 0,03077 | 5154 : 4846 |
| Zwillinge | | | | |
| Preußen 1826—1879 | 467188 | 446182 | 0,02300 | |
| Deutschland 1902 | 26496 | 25464 | 0,01986 | |
| Hamburg 1904 1908 | 1523 | 1509 | 0,00462 | |
| Ver. Staaten 1899—1912 | 3429 | 3239 | 0,02849 | |
| Summe | 498636 | 476394 | 0,02281 | 5114 : 4886 |

9) Bei dieser Annahme würde auch begreiflich, weswegen unter den zweigeschlechtlichen Kombinationen der Drilling- und Vierlinggeburten des Menschen keine eineiigen, gleichgeschlechtlichen Zwillingpaare auftreten, so dass jene stets als bedingungsfrei anzusehen sind.

| Höherklassige Mehrlinge | ♂ | ♁ | $d$ | ♂ : ♀ |
|---|---|---|---|---|
| Drillinge (Pr., Hbg.) | 8110 | 7592 | 0,03299 | |
| Vierlinge (Pr.) | 143 | 165 | $\div$0,07143 | |
| Fünflinge (Pr.) | 12 | 3 | 0,60000 | |
| Summe | 8265 | 7760 | 0,03151 | 5158 : 4842 |

Hiernach verhalten sich die Geschlechtsdifferenzen der Einlinge, Zwillinge und höherklassigen Mehrlinge wie 1,000 : 0,741 : 1,024; eine nachweisbare Verschiedenheit besteht somit zwar zwischen Einlingen und Zwillingen, nicht aber zwischen Einlingen und höherklassigen Mehrlingen. Die Klasse der Mehrlinggeburten steht daher zur Höhe ihrer Geschlechtsdifferenz wohl kaum in Beziehung.

Im Hinblick auf das Verhalten der Zwilling- und der Vierlinggeburten beim Menschen habe ich sodann die Geschlechtsdifferenzen der gerad- und der ungeradzahligen Geburten des Schweins ermittelt und Resultate erhalten, die beim ersten Anblick überraschend wirken, sich aber bei Untersuchung ihrer wahrscheinlichen Fehler als gänzlich nichtssagend erweisen:

| | Geradzahlig | | Ungeradzahlig | |
|---|---|---|---|---|
| | ♂ | ♀ | ♂ | ♀ |
| rechts | 771 | 767 | 742 | 696 |
| links | 707 | 699 | 804 | 784 |
| Summe | 1478 | 1466 | 1546 | 1480 |
| $d$ | 0,00408 $\pm$ 0,00879 | | 0,02181 $\pm$ 0,00867 | |

Diff. $(d) = 0{,}01773 \pm 0{,}01235$,

d. h. ihre Differenz ist kaum 1,44 mal so groß als der wahrscheinliche Fehler derselben.

10. Zusammenfassung. — Mehrlinggeburten machen beim Menschen nur 1,2—1,3 % der Gesamtheit aller Geburten aus. In Deutschland kommen auf 1000 Geburten durchschnittlich etwa 1012 Kinder, darunter 522 männliche. Die Geschlechtsdifferenz $d$, d. h. die relative Differenz der Anzahlen männlicher und weiblicher Geborenen, beträgt beim Menschen ungefähr 0,03, scheint aber bei Einlingen etwas höher als bei Zwillingen zu sein. Männliche und weibliche Einlinggeburten verhalten sich stets wie $(1 + d) : (1 - d)$.

Der Vergleich der empirischen Frequenzen der einzelnen Geschlechtskombinationen menschlicher Mehrlinggeburten mit ihren wahrscheinlichen Frequenzen ergibt einen bedeutenden Überschuss der eingeschlechtlichen gegenüber den zweigeschlechtlichen Kombinationen. Bei Zwillinggeburten sprechen gewisse physiologische Tatsachen dafür, dass diese Abweichungen auf einer durch besondere Bedingungen hervorgerufenen Vermehrung der eingeschlechtlichen, nicht aber auf einer Verminderung der zweigeschlechtlichen Geburten

beruht. Daher läßt sich das gesamte Material an solchen in zwei Gruppen, eine „bedingungsfreie“ und eine „bedingte“, zerlegen, deren erste $n'$ Fälle ein- wie zweigeschlechtlicher Kombinationen in dem Verhältnis

$$f'_{20} : f_{11} : f'_{02} = (1+d)^2 : 2(1-d^2) : (1-d)^2$$

umfaßt, während die zweite aus $(n-n^1)$ ausschließlich eingeschlechtlicher Kombinationen im Verhältnis

$$(f_{20} - f'_{20}) : (f_{02} - f'_{02}) = (1+d) : (1-d)$$

besteht. Die männlichen und die weiblichen Geburten der bedingten Gruppe verhalten sich also nicht wie Zwilling-, sondern wie Einlinggeburten zu einander und zur Gesamtheit aller in der Zwillingklasse Geborenen.

Die Größe dieser Gruppen ist durch die Anzahl der zweigeschlechtlichen Zwillinggeburten ($f_{11}$) bestimmt, da

$$\frac{n'}{4}[4-(1+d)^2-(1-d)^2] = f_{11}$$

oder

$$n' = \frac{2 f_{11}}{1-d^2}.$$

Die Gesamtheit menschlicher Zwillinggeburten folgt also nicht der einfachen Wahrscheinlichkeitsverteilung

$$\frac{n}{4}[(1+d)+(1-d)]^2,$$

sondern der anderen:

$$f_{20} = \frac{1+d}{2}\left(n - n'\frac{1-d}{2}\right), f_{11} = \frac{n'}{2}(1-d^2), f_{02} = \frac{1-d}{2}\left(n - n'\frac{1+d}{2}\right).$$

In vier voneinander unabhängigen Beobachtungsreihen menschlicher Zwillinggeburten weichen die relativen Beträge nur wenig untereinander und von den aus der Summe aller Beobachtungen erhaltenen,

$$n' : n = 0{,}7427,\ f'_{20} : f_{20} = 0{,}5961,\ f'_{02} : f_{02} = 0{,}5851,$$

ab, so dass man den letzteren allgemeinere Gültigkeit beimessen darf. Hiernach sind rund 74 % aller Zwillinggeburten bedingungsfreie, ein- und zweigeschlechtliche, die übrigen 26 % bedingt und eingeschlechtlich.

Überträgt man die auf Zwillinggeburten angewendete Betrachtungsweise auf die höheren Klassen menschlicher Mehrlinggeburten (Drillinge, Vierlinge), so ergibt sich die Zahl bedingungsfreier, ein- und zweigeschlechtlicher Kombinationen derselben aus der Beziehung

$$\frac{n'}{2^v}[2^v - (1+d)^v - (1-d)^v] = s,$$

so daß

$$n' = \frac{2^{v-1} s}{2^{v-1} - h}$$

$$= \frac{s\left[(1+d)+(1-d)\right]^v}{2(2^{v-1}-h)},$$

wo $s = \sum_\mu (f_{v-\mu,\mu}) = n - f_{v0} - f_{0v}, h = \frac{(1+d)^v + (1-d)^v}{2}$ und $0 < \mu < v$.

Für die Berechnung der Frequenzen zweigeschlechtlicher Kombinationen erhält man dann den Ausdruck

$$f'_{v-\mu,\mu} = \frac{s}{2(2^{v-1}-h)} v_\mu \, (1+d)^{v-2\mu} \, (1-d^2)^\mu,$$

wobei ebenfalls $\sum_\mu (f'_{v-\mu,\mu}) = s$,

und für diejenige der bedingungsfreien eingeschlechtlichen

$$♂: \; f'_{v0} = \frac{s}{2(2^{v-1}-h)} (1+d)^v$$

$$♀: \; f'_{0v} = \frac{s}{2(2^{v-1}-h)} (1-d)^v .$$

Die Gesamtheit der männlichen resp. weiblichen eingeschlechtlichen Geburten beträgt

$$♂: \quad f_{v0} = \frac{n}{2}(1+d) - \frac{s + \sum_\mu \left[(v-\mu-1) f_{v-\mu,\mu}\right]}{v}$$

$$♀: \quad f_{0v} = \frac{n}{2}(1-d) - \frac{s + \sum_\mu \left[(v-\mu-1) f_{\mu,v-\mu}\right]}{v},$$

so daß die direkt gefundenen Frequenzen bedingter eingeschlechtlicher Geburten

$$♂: f_{0v} - f'_{v0} = \frac{n}{2}(1+d) - \frac{s}{2v} \frac{2(2^{v-1}-h) + v(1+d)^v}{2^{v-1}-h} - \frac{1}{v} \sum_\mu \left[(v-\mu-1) f_{v-\mu,\mu}\right]$$

$$♀: f_{v0} - f'_{0v} = \frac{n}{2}(1-d) - \frac{s}{2v} \frac{2(2^{v-1}-h) + v(1-d)^v}{2^{v-1}-h} - \frac{1}{v} \sum_\mu \left[(v-\mu-1) f_{\mu,v-\mu}\right]$$

sind.

Ist $v > 2$, so sind die empirischen Frequenzen zweigeschlechtlicher Geburten trotz Summengleichheit nicht notwendig identisch mit den berechneten, bleiben ihnen jedoch in den vorliegenden Beobachtungsreihen so ähnlich, dass man in den vier letzten Gleichungen $f_{v-\mu,\mu}$ durch $f'_{v-\mu,\mu}$ und $f_{\mu,v-\mu}$ durch $f'_{\mu,v-\mu}$ ersetzen kann. Dann wird

$$f_{v0} = \frac{1+d}{2}(n - n'[1 - \left(\frac{1+d}{2}\right)^{v-1}])$$

$$f_{0v} = \frac{1-d}{2}(n - n'[1 - \left(\frac{1-d}{2}\right)^{v-1}])$$

und

$$f_{v0} - f'_{v0} = \frac{n-n'}{2}(1+d),\ f_{0v} - f'_{0v} = \frac{n-n'}{2}(1-d).$$

Demnach verhalten sich die so korrigierten Frequenzen bedingter männlicher und weiblicher Geburten, wie bei den Zwilling- so auch bei den höheren Mehrlinggeburten zueinander wie die Gesamtheit aller männlichen und weiblichen Geborenen ihrer Klasse oder wie männliche und weibliche Einlinggeburten. Die bedingungsfreien eingeschlechtlichen männlichen und weiblichen Geburten dagegen stehen zueinander im Verhältnis $(1+d)^v : (1-d)^v$.

Die sich so ergebende Verteilung der Geschlechtskombinationen von $n$ Fällen $v$-facher Mehrlinggeburten

$$f_{v0} = \frac{1+d}{2}(n - n'[1 - \left(\frac{1+d}{2}\right)^{v-1}])$$

$$f_{v-\mu,\mu} = \frac{n'}{2^v}\, v_\mu (1+d)^{v-2\mu}(1-d^2)^\mu$$

$$f_{0v} = \frac{1-d}{2}(n - n'[1 - \left(\frac{1-d}{2}\right)^{v-1}])$$

haben wir als hypothetische im Gegensatz zur wahrscheinlichen bezeichnet. Letztere entspricht den Gliedern des Binoms

$$\frac{n}{2^v}[(1+d)+(1-d)]^v.$$

Beide werden identisch, wenn $n' = n$.

Die Formeln besagen:

Unter den Mehrlinggeburten des Menschen sind eingeschlechtliche wesentlich häufiger als der Wahrscheinlichkeitsrechnung nach zu erwarten wären; die zweigeschlechtlichen Kombinationen dagegen treten wahrscheinlichkeitsgemäß auf. Daher sind bei den eingeschlechtlichen zwei Gruppen zu unterscheiden, nämlich diejenigen, welche der Anzahl der zweigeschlechtlichen nach wahrscheinlichkeitsmäßig zu erwarten sind (bedingungsfreie), und ferner diejenigen, welche den Überschuss über die letzteren hinaus bilden und 24—30 % der Gesamtheit menschlicher Mehrlinggeburten ausmachen (bedingte). Die männlichen und die weiblichen Geburten der ersten Gruppe stehen zueinander im Häufigkeitsverhältnis $(1+d)^v : (1-d)^v$, die der zweiten dagegen (bei Zwillinggeburten notwendig, bei den höheren Klassen der Mehrlinggeburten mit

überzeugender Annäherung) im konstanten Verhältnis $(1+d):(1-d)$, d. h. in demjenigen männlicher zu weiblichen Einlinggeburten.

Es ist daher möglich, die von der wahrscheinlichen abweichende Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen menschlicher Mehrlinggeburten durch ein besonderes, als hypothetisches bezeichnetes Verteilungsgesetz darzustellen, welches mit dem wahrscheinlichen identisch wird, wenn, wie beim Schwein, kein Überschuss eingeschlechtlicher Mehrlinggeburten zur Beobachtung gelangt.

Für die menschlichen Drilling- und Vierlinggeburten ergibt die hypothetische Verteilung eine weit bessere Übereinstimmung mit der empirischen, als die wahrscheinliche. Der relative Deckungsfehler zwischen den graphischen Darstellungen der empirischen und der hypothetischen Frequenzreihe einer-, der wahrscheinlichen andererseits beträgt

| $\Delta\,{}^0/_0$ | emp.-hypoth. | emp.-wahrsch. |
|---|---|---|
| Drillinge | $0{,}75 \pm 0{,}08$ | $16{,}44 \pm 0{,}35$ |
| Vierlinge | $3{,}47 \pm 1{,}41$ | $18{,}32 \pm 2{,}97$. |

Die relativen Anzahlen $\left(1 - \frac{n'}{n}\right)$ bedingter unter sämtlichen Drilling- und Vierlinggeburten sind sowohl einander als denen der Zwillinggeburten auffällig ähnlich. Dem entspricht aber, daß eingeschlechtliche Mehrlinggeburten im Verhältnis zu ihrer Wahrscheinlichkeit $\left(\frac{2^{v-1}\,(f_{v0}+f_{0v})}{n\,h}\right)$ um so häufiger werden, je höher ihre Geburtenklasse ist. Ebenso wächst mit dem Steigen der letzteren das Zahlenverhältnis zwischen ihren bedingten und ihren bedingungsfreien eingeschlechtlichen Geburten $\left(\frac{f_{v0}+f_{0v}}{f'_{v0}+f'_{0v}} - 1 = \frac{2^{v-1}\,(n-n')}{n'\,h}\right)$; mit anderen Worten: unter den eingeschlechtlichen menschlichen Mehrlinggeburten sind bedingte bei Zwillingen seltener, bei Drillingen und Vierlingen in steigendem Maß häufiger als bedingungsfreie. Die Zahlenbelege für diese Ausführungen sind nachstehend kurz zusammengefaßt[10]).

10) Beiläufig sei auf ein Zahlenkuriosum hingewiesen. Die den letzten drei Werten der letzten Kolumne obiger Zusammenstellung unmittelbar benachbarten, 0,68, 1,66 und 2,44, haben die Eigenschaft, dass $0.68 \cdot 2{,}44 = 1{,}66$. Bei Gültigkeit derselben wäre

$$\frac{2}{h}\,\frac{n-n'}{n'} \cdot \frac{8}{h}\,\frac{n-n'}{n'} = \frac{4}{h}\,\frac{n-n'}{n'}$$

oder

$$\frac{n}{n'} = 1 + \frac{h}{4}$$

oder

$$n' = \frac{4\,n}{4+h},$$

d. h. $n'$ nie größer als $\frac{4}{5}\,n$, da $h$ laut Definition nicht kleiner als Eins werden kann.

| | $1-\frac{n'}{n}$ | | $\frac{2^{v-1}(f_{v0}+f_{0v})}{nh}$ | $\frac{2^{v-1}(n-n')}{n'h}$ |
|---|---|---|---|---|
| Zwillinge | | | | |
| Preußen | 0,2576±0,0004 | | 1,26 | 0,69 |
| Deutschland | 0,2464±0,0019 | | 1,25 | 0,65 |
| Hamburg | 0,3021±0,0080 | | 1,30 | 0,87 |
| Ver. Staaten | 0,2838±0,0053 | | 1,28 | 0,79 |
| Mittel d. Quot. | 0,2725 | | 1,27 | 0,75 |
| Summe d. Beob. | | 0,2573 | 1,26 | 0,69 |
| Drillinge | 0,2926±0,0042 | | 1,87 | 1,65 |
| Vierlinge | 0,2397±0,0328 | | 2,62 | 2,45 |
| Mittel d. Quot. | 0,2683 | | | |
| Summe d. Beob. | | 0,2577 | | |

Von den menschlichen wesentlich verschiedene Resultate ergibt die Untersuchung der auf das einzelne Uterushorn bezogenen Geburten des Schweins. Unter diesen sind Einlinge selten (10,6 %), Zwillinge bis Vierlinge am häufigsten (zusammen 77,4 %); die beobachtete Höchstzahl von Embryonen in einem Uterushorn beträgt acht. Es besteht deutliche, positive Korrelation der Embryozahlen im rechts- und linksseitigen Uterushorn und eine starke Tendenz derselben zu bilateraler Symmetrie. Wegen des zu geringen Materials in den einzelnen Geburtenklassen ist die Geschlechtsdifferenz nur für die Gesamtheit der Embryonen mit $0{,}01307 \pm 0{,}00617$, also einem bedeutend kleineren Wert als beim Menschen, bestimmbar.

Unter den Zwillingsgeburten des Schweins finden sich eingeschlechtliche seltener als der Wahrscheinlichkeitsrechnung nach zu erwarten; die männlichen und weiblichen derselben treten jedoch mit starker Annäherung an das Wahrscheinlichkeitsverhältnis $\left(\frac{1+d}{1-d}\right)^2$ auf und müssen daher als bedingungsfrei gelten.

Für die höheren Mehrlinggeburten des Schweins (Drillinge bis Fünflinge) wird die hypothetische Verteilung ihrer Geschlechtskombinationen fast genau identisch mit der wahrscheinlichen. Bei den Drillingen stimmt die erstere ein wenig besser, bei den Vier- und Fünflingen beide gleich gut mit der empirischen überein (s. unten). Die durch Analyse für bedingte Geburten in diesen Klassen gefundenen Zahlen $\left(1-\frac{n'}{n}\right)$ sind außerordentlich klein, am größten noch bei den Drillingen, unter denen daher möglicherweise solche tatsächlich vorkommen; bei den Vier- und Fünflingen sind sie nicht mehr nachweisbar, wie aus der letzten Kolumne folgender Zusammenstellung hervorgeht:

| $\Delta$ % | emp.-hypoth. | emp.-wahrsch. | $1-\frac{n'}{n}$ |
|---|---|---|---|
| Drillinge | $0{,}12 \pm 0{,}09$ | $1{,}08 \pm 0{,}28$ | $0{,}0192 \pm 0{,}0037$ |
| Vierlinge | $1{,}37 \pm 0{,}37$ | $1{,}43 \pm 0{,}38$ | $0{,}0028 \pm 0{,}0017$ |
| Fünflinge | $3{,}47 \pm 0{,}94$ | $3{,}32 \pm 0{,}92$ | $0{,}0067 \pm 0{,}0042$ |

Der wesentliche Gegensatz der Befunde bezüglich der Mehrlinggeburten bei Mensch und Schwein besteht also darin, dass solche bei jener Art die Ausnahme, bei dieser die Regel bilden und dass in ersterem Fall 24—30% von ihnen bedingte eingeschlechtliche sind, während in letzterem wahrscheinlich überhaupt keine bedingten vorkommen. Daher besteht bei menschlichen ein erheblicher Überschuss eingeschlechtlicher Mehrlinggeburten über die Wahrscheinlichkeitserwartung hinaus, welcher ihre Anzahl beim Schwein befriedigend entspricht. So können die Frequenzen der einzelnen Geschlechtskombinationen der höheren menschlichen Mehrlinggeburten nur durch das vorstehend entwickelte hypothetische, die von ebensolchen Mehrlinggeburten des Schweins dagegen sowohl durch dieses wie durch das bekannte wahrscheinliche Verteilungsgesetz dargestellt werden.

Zum Schluss sei noch einmal auf die Notwendigkeit einer Statistik über die Familienverteilung menschlicher Zwilling- und Drillinggeburten zur Aufklärung des hohen, annähernd konstanten Prozentsatzes bedingter derselben hingewiesen. Verfasser bittet um Nachweis derartiger Statistiken oder um Beiträge dazu.

### Literatur.

1881. Hensen, V., Physiologie der Zeugung. Hermann's Handbuch der Physiologie Bd. VI, 2. Teil, Leipzig 1881, 8°.

1912. Statistik des Hamburgischen Staates. Heft 26: Der natürliche Bevölkerungswechsel im Hamburgischen Staat in den Jahren 1904—1908. Hamburg 1912, 4°.

1912. Handwörterbuch der Naturwissenschaften Bd. VI, Jena 1912, Lex. 8°.

1913. Parker, G. H. and Bullard, C., On the size of litters and the number of nipples in swine. Proc. Amer. Ac. Arts Sci. Vol. 49, Nr. 7 (Contrib. Zool. Lab. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Nr. 239), p. 399—426.

1915. Cobb, Marg. V., The origin of human twins from a single ovum. Science N. S. Vol. 41, Nr. 1057, p. 501—502.

## Indisch Natuuronderzoek door Dr. J. M. Sirks.

(Koloniaal Instituut te Amsterdam Mededeeling No. VI, Afdeeling Handelsmuseum No. 2. Amsterdam 1915. Preis fl. 4.25.)

Bekanntlich ist die Tropennatur kaum in einem anderen Teil der Erde in so reicher Gestaltung ausgebildet als in Niederländisch Indien. Dem entspricht, dass dieses Gebiet auch mit zu den am meisten durchforschten gehört.

Das vorliegende Buch (entstanden aus einer Preisschrift) gibt eine kurze Geschichte der naturwissenschaftlichen Erforschung von „Insulinde". Es wird auch in Deutschland sehr willkommen sein, nicht nur weil deutschen Forschern ein sehr ehrenvoller Anteil an der naturwissenschaftlichen Erschließung Niederländisch Indiens zukommt und weil die Resultate dieser Forschungen vielfach allgemein wichtige und bedeutsame Ergebnisse gezeitigt haben, sondern auch deshalb, weil die Männer, welchen wir unsere Kenntnis Insulindes verdanken, auch als Menschen meist sehr ausgeprägte und interessante Charaktere waren.

Das Sirks'sche Buch bringt sie uns namentlich auch durch ganz ausgezeichnete Abbildungen näher. Wen sollte es nicht interessieren, Rheede tot Drakesteen, den ehrwürdigen G. E. Rumpf, Burmann, Valentin, Reinwardt, Teysmann, Hasskarl, Junghuhn, Blume (mit allen seinen Orden!) u. a. in künstlerisch ausgeführten Bildern kennen zu lernen und die Geschichte ihrer Taten zu hören? — Möge es in Niederländisch Indien nie an Männern fehlen, deren wissenschaftliche Ernte eine ebenso ausgiebige ist als die, von der Sirks' schönes Buch erzählt. **K. Goebel.**

---

## Adolf C. Reichard. Die deutschen Versuche mit gezeichneten Schollen.

IV. Ber. und Ergebnisse der bisherigen internationalen Schollenmarkierungen in der Nordsee. Wissenschaftl. Meeresunters., herausg. v. d. Kommission zur wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel u. d. Biolog. Anstalt auf Helgoland, N. F., 11. Bd., H. 1, Kiel und Leipzig (Lipsius und Tischer) 1915, Quart, 64 S., 17 Tafeln.

Mitten in den Kriegsstürmen, die auch die wirtschaftlichen und wissenschaftlichen internationalen Beziehungen für lange zu zerstören drohen, gibt die deutsche wissenschaftliche Kommission für die internationale Meeresforschung diese Ergebnisse jahrelanger mühevoller gemeinsamer Arbeiten der an die Nordsee grenzenden Staaten in würdiger Form heraus. Die wesentlichen Ergebnisse sind wohl die folgenden:

Es sind drei Arten von Wanderungen der Schollen zu unterscheiden: das allmähliche Vorrücken der jungen Schollen mit dem Alter in tieferes Wasser, sommerliche Wanderungen in tiefere Gebiete mit Rückwanderung im Herbst und Winter an die Küsten und drittens die Wanderung der geschlechtsreifen Tiere zu den Laichgründen, von denen diese selten zurückzukehren scheinen.

Diese Laichwanderungen scheinen nur in zwei Richtungen zu erfolgen. Alle Schollen im südlichen Teil der Nordsee bis über Helgoland hinaus laichen nach dem Verfasser ausschließlich im Kanal. Der Verfasser glaubt auch aus diesem Grund, dass diese Fische aus einem Laichgebiet nur einer Rasse angehören können. Die Schollen der jütländischen Küste, die sich nur in einem kleinen Gebiet der friesischen Inseln, bei Amrum, mit jenen mischen,

haben einen ganz anderen Laichgrund, der aber noch nicht bekannt ist.

Eine Erklärung, warum die Fische wieder ihren Geburtsort zum Laichen aufsuchen und wodurch sie befähigt sind, ihn wiederzufinden, vermag der Verfasser nicht zu geben. Er erläutert, dass dies Verhalten, der Meeresströmungen wegen, die Vorbedingung dafür ist, dass die Tiere in ihrem gegenwärtigen Verbreitungsgebiet erhalten bleiben, aber er hebt ausdrücklich hervor, dass mit dieser scheinbaren Zweckmäßigkeit keinerlei Erklärung dieses Verhaltens gegeben wird. Denn neben dem Kanal würden andere Gebiete die gleichen hydrographischen Bedingungen bieten, und doch wählt keine Scholle sie zum Laichen.

Die Untersuchungen über das Wachstum der markierten Tiere haben noch keine brauchbaren Ergebnisse gebracht. R.

## Die Kultur der Gegenwart. Ihre Entwicklung und ihre Ziele.

Herausgegeben von Paul Hinneberg. III. Teil, IV. Abteilung, Bd. 2. Zellen- und Gewebelehre, Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Unter Redaktion von E. Strasburger und O. Hertwig. II. Zoologischer Teil. Unter Redaktion von O. Hertwig bearbeitet von R. Hertwig, H. Poll, O. Hertwig, K. Heider, F. Keibel, E. Gaupp. Leipzig, Berlin 1913. B. G. Teubner, 8°, VI, 538 S., 413 Fig.

Der stattliche Band enthält folgende Aufsätze: Die einzelligen Organismen von R. Hertwig. Zellen und Gewebe des Tierkörpers von M. Poll. Allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre der Tiere von O. Hertwig. Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Wirbellosen von K. Heider. Die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere von F. Keibel. Morphologie der Wirbeltiere von E. Gaupp. Diejenigen Teile, bei denen es auf Schilderung des tatsächlichen Verhaltens ankommt, sind fast durchweg mit großer Meisterschaft geschrieben. Reiches, gut ausgesuchtes Material ist in aller Kürze so dargestellt, dass auch der Fachmann Nutzen davon haben kann. Daneben finden wir Abschnitte, deren Aufgabe es ist, den Leser in modernste Probleme einzuführen. Ich nenne an erster Stelle O. Hertwig's „allgemeine und experimentelle Morphologie und Entwicklungslehre der Tiere". Insbesondere möchte ich auf die Besprechung der künstlichen oder experimentellen Parthenogenese aufmerksam machen. Es ist sicher nicht ohne Bedeutung, wenn weitere Kreise vor einer übertriebenen Wertschätzung dieser Versuche gewarnt werden: „Es ist unrichtig zu glauben, man habe durch chemische Flüssigkeiten die Befruchtung des Eies ersetzt oder auch nur einzelne Seiten dieses Vorganges nachgeahmt, oder man sei jetzt auf dem besten Wege, die Befruchtung als einen chemischen Prozess zu erklären. Denn alle diese

Experimente haben eigentlich mit dem Befruchtungsvorgang überhaupt gar nichts zu tun. Die in ihnen angewandten Mittel sind nur Reize, durch welche eine Fähigkeit, die doch in der Organisation des Eies von Haus aus gegeben ist, die Fähigkeit sich zu teilen, sich zu entwickeln und einen fertigen Organismus zu liefern, veranlasst wird in Aktion zu treten" (S. 131). „Die Entwicklungserregung ist überhaupt bei der Befruchtung nur ein untergeordneter Vorgang. Die Hauptsache bei ihr ist die Vereinigung von zwei lebenden Zellen und die auf diesem Wege ermöglichte Kombination der Eigenschaften der zwei bei der Zeugung beteiligten Individuen" (S. 132). Ferner sei hier erwähnt die Besprechung der präformistischen und epigenetischen Anschauungen über die Eientwicklung, und O. Hertwig's Versuch, beide miteinander zu verbinden durch seine „Theorie der Biogenesis". Bei dieser Aufzählung besonders interessanter theoretischer Betrachtungen darf auch Franz Keibel's Abschnitt nicht übergangen werden. Dem Ref. ist es nicht möglich, alles Wichtige hier auch nur zu nennen. Immerhin ist Keibel's Besprechung der Gastraeatheorie, des „biogenetischen Grundgesetzes", hier zu erwähnen. Es sind das Theorien und Lehrsätze, die durch Häckel's Einfluss sich einer großen Popularität erfreuen. Ihre Kritik von seiten eines so verdienten Forschers wie Keibel an der Hand des neuesten Materials und in einem Buche, das sich an alle Gebildeten wendet, ist dankbar zu begrüßen. **Jordan (Utrecht).**

## E. Baur. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre.

2. Aufl., Oktav, 393 S. mit 131 Textfig. u. 10 farb. Tafeln. Berlin 1914, Borntraeger.

Es ist kein Wunder, dass das Baur'sche Buch schon nach 3 Jahren in neuer Auflage erscheint. Stellt es doch in seiner Knappheit und Klarheit einen Führer durch dieses heute so wichtige Gebiet dar, um den andere Disziplinen neidisch sein könnten. Die Hauptkennzeichen der Baur'schen Darstellungsweise sind damit schon genannt. Was bei einem Handbuch ein Fehler wäre, die unerbittliche und dafür von Einseitigkeit nicht freie Durchführung einer Grundüberzeugung, das ist hier ein Vorzug. Dieser Grundgedanke besteht in der Überzeugung von der überall betonten alleinigen Gültigkeit des Experimentes, der schon den Titel bestimmt hat, und von der überragenden Bedeutung der Mendel'schen Regeln. Deren Darstellung steht denn auch im Mittelpunkte des Ganzen. Die Erscheinungen, die an Art- und Gattungsbastarden beobachtet, als sogen. Vererbungen erworbener Eigenschaften gedeutet oder Mutationen genannt worden sind, werden dieser streng einheitlichen Auffassung eingeordnet, soweit das möglich ist, im übrigen sehr knapp und kritisch besprochen. Auch die presence-absence-Vorstellung wird als Theorie ganz abgewiesen.

Sehr viel ausführlicher als in der ersten Auflage werden die Mikroorganismen behandelt, wobei die Identifizierung der erblichen Veränderungen an Bakterien und ähnlicher Erscheinungen mit Mutationen höherer Pflanzen mit Recht abgelehnt wird. Trotzdem wird den betreffenden Erfahrungen eine große Bedeutung zugesprochen.

Die Erörterungen und die mitgeteilten Erfahrungen über die Wirkung der Inzucht scheinen mir besonders wertvoll. Es wäre erfreulich, wenn sie zu eingehenderer Bearbeitung dieser schwierigen, aber stark vernachlässigten Frage führen würden.

So ließen sich noch eine ganze Anzahl von Teilfragen aufzählen, deren Darstellung besonders geglückt erscheint. Jedenfalls wird kein Botaniker oder Züchter das Buch ohne großen Nutzen durchlesen. **E. G. Pringsheim.**

## Müller-Pouillet's Lehrbuch der Physik und Meteorologie.

10. umgearb. u. verm. Aufl., herausg. v. Leop. Pfaundler. IV. Bd., 5. Buch, 3. (Schluss-)Abt.: S. 977—1492 mit 312 Abb. u. 3 Tafeln. Gr. 8°. Braunschweig 1914. Friedr. Vieweg u. Sohn.

Die neue Auflage dieses klassischen Lehrbuches, deren einzelne Teile hier regelmäßig angekündigt worden sind, liegt nun nach mehr als zweijähriger Pause abgeschlossen vor. In diesem Schlussband behandeln W. Kaufmann und A. Coehn die Stromleitung in Gasen, die Elektronentheorie der Metalle und die Radioaktivität, A. Nippoldt den Erdmagnetismus und die Erdelektrizität. Wer nur eine Ahnung hat von der rastlosen und fruchtbaren Arbeit, die in diesen Gebieten im letzten Jahrfünft geleistet worden ist, wird die Schwierigkeiten würdigen können, die sich der Darstellung und dem Abschluss dieser Kapitel für ein Lehrbuch, unter Beiseitelassen des Unfertigen und doch mit klarer Wiedergabe alles gesicherten neuesten Guts, entgegentürmten. Gleichwohl hat auch dieser Schlussband alle die Vorzüge, die von den früher erschienenen Abschnitten gerühmt werden konnten.

So können wir mit vollster Zustimmung das bescheidene Schlusswort des Herausgebers vom November 1914 zur Charakteristik des Werkes hier wiedergeben:

„So wie der gestirnte Himmel niemals ein Bild gleichzeitiger Vorgänge zeigen kann, weil das Licht verschieden lange Zeit braucht, um zu uns zu gelangen, so kann auch ein ausführliches Lehrbuch der Physik nie ein genaues Bild aller unserer momentanen Kenntnisse geben, da es eben auch Zeit braucht, bis diese zur Darstellung gelangen können. Immer wird ein Teil des zuerst geschriebenen schon überholt sein, bis der zuletzt behandelte Teil zur Darstellung gelangt. Eine gleichzeitige Bearbeitung aller Teile der Physik durch eine genügende Anzahl von Darstellern ist aber schon des-

halb ausgeschlossen, weil sich die Darstellung eines Teiles auf die der andern stützen muss. Trotz dieser bei einer so rasch fortschreitenden Wissenschaft unvermeidlichen Schwierigkeiten sind wir überzeugt, dass unser Lehrbuch dank der Bemühungen unserer Mitarbeiter und der Verlagsanstalt seine Aufgabe in befriedigender Weise gelöst hat." R.

---

## F. Dahl, Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Konservieren von Tieren.

3. verbesserte und vermehrte Auflage. 8°. IX und 147 S. 274 Abbild. Jena 1914. Gustav Fischer.

Die Dahl'sche Sammelanleitung erscheint hiermit in neuer Auflage. Der Gedanke, den der Autor vertritt, ist bekannt: der Gedanke des mechanischen Massenfanges: Man sammle an möglichst verschiedenartigen Punkten eines Geländes, man wende Geräte und Methoden an, die einen Massenfang gewährleisten, man nehme alle erbeuteten Tiere mit, soweit ihre Größe dies nicht ausschließt; so kann man in verhältnismäßig kurzer Zeit die Fauna eines Gebietes in möglichst großer Vollständigkeit zusammenbringen.

Gegen die zweite Auflage sind keine wesentlichen Änderungen, wohl aber einige Erweiterungen eingetreten. Im ersten Kapitel ist die tabellarische Übersicht der Orte, an denen gesammelt werden soll, in geringem Grade verändert. Das zweite Kapitel (Die Geräte zum Erbeuten der Tiere) hat einen kurzen Zusatzabschnitt erhalten, behandelnd die ersten, wichtigsten Fänge in einer Gegend. Dem vierten Kapitel (Kurze Übersicht des Tierreiches für Sammler) ist ein Bestimmungsschlüssel vorausgeschickt, um eine allgemeine Orientierung über die systematische Stellung des gefangenen Tieres dem Anfänger zu ermöglichen. Die Übersicht, die eine nach biologischen Gesichtspunkten getroffene Einteilung jedes einzelnen Tierkreises enthält, ist in manchen Punkten ausführlicher geworden. Vor allem ist der Kreis der Gliedertiere nicht mehr einheitlich behandelt, sondern die einzelnen Klassen sind getrennt und jede für sich in der angedeuteten Weise eingeteilt worden.

Durch kleineren Druck an manchen Stellen ist es erreicht worden, dass trotz der Vermehrung des Inhaltes der Umfang des Buches nicht zugenommen und so seine Handlichkeit nicht gelitten hat.

Ein störender Fehler ist aus der zweiten Auflage übernommen worden: In Fig. 146 ist mit der Unterschrift *Anopheles* die Larve und Puppe von *Culex* abgebildet. C. Zimmer (München).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

In diesen Verhältniszahlen sind die Zähler für beide Geschlechter identisch, die Nenner dagegen für das männliche Geschlecht so lange größer, wie $d > 0$, so dass ihre Werte in diesem Fall für das weibliche Geschlecht notwendig stets größer ausfallen als für das männliche.

Endlich beträgt die relative Häufigkeit bedingter unter sämtlichen Zwillinggeburten

$$\frac{f_{20} - f'_{20} + f_{02} - f'_{02}}{n} = 1 - \frac{2f_{11}}{n(1-d^2)}$$

$$= 1 - \frac{n'}{n}.$$

Anmerkung. — Wollte man annehmen, die von der Wahrscheinlichkeitsrechnung abweichende Verteilung der Zwillinggeburten beruhe auf selektiver Verminderung ihrer zweigeschlechtlichen Kombination bei bedingungsfreier Entstehung der beiden eingeschlechtlichen, abgesehen von einer allen Kombinationen gemeinsamen, nicht selektiven Todesrate, so müsste notwendig

$$f_{20} : f_{02} = \left(\frac{1+d}{1-d}\right)^2$$

sein. Nun aber ist, je nachdem $d \gtrless 0$,

$$\left(\frac{1+d}{1-d}\right)^2 \gtrless \frac{f_{20}}{f_{02}} \gtrless \frac{1+d}{1-d};$$

folglich kommt eine derartige selektive Verminderung der zweigeschlechtlichen Zwillinggeburten nicht in Betracht.

Wollte man aber trotz des von $\left(\frac{1+d}{1-d}\right)^2$ abweichenden Verhältnisses $\frac{f_{20}}{f_{02}}$ an selektiver Verminderung von $f_{11}$ festhalten, so wäre man zu der weiteren Annahme gezwungen, dass außer dieser auch eine solche der eingeschlechtlichen Kombination des häufigeren Geschlechts stattfände, welche jedoch weniger intensiv sein müsste als die der zweigeschlechtlichen Kombination. Auch für diese Annahme fehlt es an jedem Anhalt.

3. Wenn man dieselben Erwägungen von den Zwilling- auf Mehrlinggeburten höherer Klassen (Drillinge, Vierlinge etc.) ausdehnt, so darf man sich dem prinzipiellen Einwand nicht verschließen, dass hier auch unter den zweigeschlechtlichen Geburtenkombinationen „bedingte“ Individuenpaare denkbar sind, da je $f_{21}$ und $f_{12}$, $f_{31}$, $f_{22}$ und $f_{13}$ etc. Paare gleichgeschlechtlicher Individuen enthalten.

Bei Drillinggeburten ist, sofern man nach Analogie der Berechnung für Zwillinggeburten die zweigeschlechtlichen Kombinationen derselben als bedingungsfrei voraussetzt,

$$\frac{n'}{2^3}[2^3 - (1+d)^3 - (1-d)^3] = f_{21} + f_{12}$$

oder

$$n' = \frac{4(f_{21} + f_{12})}{3(1-d^2)}.$$

Dann ergeben sich die Frequenzen der verschiedenen Geschlechtskombinationen bedingungsfreier Drillinggeburten ($f'_{\alpha\beta}$) aus

$$\frac{n'}{8}[(1+d)+(1-d)]^3 = \frac{f_{21}+f_{12}}{6}\left[\frac{(1+d)^2}{1-d}+3(1+d)+3(1-d)+\frac{(1-d)^2}{1+d}\right],$$

mithin

$$f'_{30}=\frac{f_{21}+f_{12}}{6}\ \frac{(1+d)^2}{1-d},\quad f'_{03}=\frac{f_{21}+f_{12}}{6}\ \frac{(1-d)^2}{1+d}$$

$$f'_{21}=\frac{f_{21}+f_{12}}{2}\ (1+d),\quad f'_{12}=\frac{f_{21}+f_{12}}{2}\ (1-d).$$

Hiernach erhält man aus den preußischen Beobachtungen unter 1000 Drillinggeburten ($d=\frac{1}{30}$)

| ♂, ♀ | 3,0 | 2,1 | 1,2 | 0,3 | $\Sigma$ | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Bedingungsfreie ($f'$) | 97,6 | 273,8 | 256,2 | 79,9 | 707,5 | $=n'$ |
| Bedingte ($f-f'$) | 147,4 | [11,2 | −11,2] | 145,1 | 292,5 | |
| Beobachtet ($f$) | 245 | 285 | 245 | 225 | 1000 | $=n$ |
| $(f-f'):f$ | 0,6016 | [0,0393 | −0,0457] | 0,6449 | 0,2925. | |

Die Analyse der beobachteten Drillinggeburten ergibt also eine wesentliche Gruppenzerlegung ihrer eingeschlechtlichen und eine kaum merkliche, obendrein numerisch sich aufhebende ihrer zweigeschlechtlichen Kombinationen. Letztere dürfte daher zu vernachlässigen, und die Ausdehnung der für Zwillinggeburten zutreffenden Erwägungen auch auf die Drillinggeburten berechtigt sein. Der Prozentsatz bedingter eingeschlechtlicher unter sämtlichen Drillinggeburten (29,25 %) ist in Preußen sogar noch etwas höher als der entsprechende der Zwillinggeburten (25,76 %).

Nun ist nach (2) und (6)

$$f_{30}=\frac{3n(1+d)-4f_{21}-2f_{12}}{6},$$

ferner

$$f'_{30}=\frac{f_{21}+f_{12}}{6}\ \frac{(1+d)^2}{1-d};$$

es beträgt daher die Anzahl bedingter männlicher Drillinggeburten

$$f_{30}-f'_{30}=\frac{n}{2}(1+d)-\frac{f_{21}+f_{12}}{6}\ \frac{3+d^2}{1-d}-\frac{f_{21}}{3}$$

$$=\frac{1+d}{8}[4n-n'(3+d^2)]-\frac{f_{21}}{3}$$

und dementsprechend die Anzahl bedingter weiblicher

$$f_{03} - f'_{03} = \frac{n}{2}(1-d) - \frac{f_{21}+f_{12}}{6}\,\frac{3+d^2}{1+d} - \frac{f_{12}}{3}$$

$$= \frac{1-d}{8}\,[4n - n'(3+d^2)] - \frac{f_{12}}{3}.$$

Hiernach ergibt sich aus unserem Beispiel zwischen eingeschlechtlichen bedingten männlichen und weiblichen Drillinggeburten das Zahlenverhältnis 1,016.

Setzt man jedoch, wie der gefundenen Annäherung nach zulässig erscheint, in den letzten Gleichungen

$$f_{21} = \frac{f_{21}+f_{12}}{2}(1+d) \quad \text{und} \quad f_{12} = \frac{f_{21}+f_{12}}{2}(1-d),$$

so erhält man als „korrigierte“ Anzahlen bedingter männlicher und weiblicher Drillinggeburten

$$f_{30} - f'_{30} = \frac{n-n'}{2}(1+d) = 151{,}1 \text{ statt } 147{,}4 \text{ unseres Beispiels}$$

$$f_{03} - f'_{03} = \frac{n-n'}{2}(1-d) = 141{,}4 \text{ statt } 145{,}1 \text{ unseres Beispiels.}$$

Die Korrektur der bedingten Frequenzen beruht hier auf der besonderen, durch den tatsächlichen Befund gestützten Annahme, dass die Einzelfrequenzen der als bedingungsfrei vorausgesetzten zweigeschlechtlichen Geburtenkombinationen sich zueinander wahrscheinlichkeitsgemäß verhalten. Ihre Summe bleibt durch die Korrektur unbeeinflusst.

Das korrigierte Zahlenverhältnis bedingter eingeschlechtlicher männlicher und weiblicher Drillinggeburten ist demnach, ebenso wie das entsprechender Zwillinggeburten, gleich dem von Einlinggeburten, nämlich $\frac{1+d}{1-d} = 1{,}069$, und weicht sehr erheblich von demjenigen der bedingungsfreien eingeschlechtlichen Drillinggeburten $\left(\left[\frac{1+d}{1-d}\right]^3 = 1{,}221\right)$ ab.

Summiert man die berechneten Beträge der Frequenzen der bedingungsfreien und die korrigierten der bedingten eingeschlechtlichen Geburtenkombinationen, so erhält man deren hypothetische Gesamtfrequenzen, nämlich

$$f_{30} = \frac{n}{2}(1+d) - \frac{f_{21}+f_{12}}{6}(3+d)$$

$$f_{03} = \frac{n}{2}(1-d) - \frac{f_{21}+f_{12}}{6}(3-d),$$

so dass sich die Verteilung unseres Materials

| ♂, ♀ | 3,0 | 2,1 | 1,2 | 0,3 |
|---|---|---|---|---|
| empirisch | 24 | 285 | 245 | 225 |
| hypothetisch | 248,7 | 273,8 | 256,2 | 221,3 |

gestaltet.

Die relative Häufigkeit bedingter unter sämtlichen männlichen Drillinggeburten beträgt analytisch

$$\frac{f_{30}-f'_{30}}{f_{30}} = \frac{3n(1-d^2)-(f_{21}+f_{12})(3+d^2)-2f_{21}(1-d)}{3n(1-d^2)-2(1-d)(2f_{21}+f_{12})}$$

$$= \frac{3(1+d)[4n-n'(3+d^2)]-8f_{21}}{6(1+d)[2n-n'(1-d)]-8f_{21}}$$

und hypothetisch

$$\frac{f_{30}-f'_{30}}{f_{30}} = \frac{4(n-n')}{4n-n'(3-2d-d^2)},$$

die relative Häufigkeit bedingter unter sämtlichen weiblichen Drillinggeburten analytisch

$$\frac{f_{03}-f'_{03}}{f_{03}} = \frac{3n(1-d^2)-(f_{21}+f_{12})(3+d^2)-2f_{12}(1+d)}{3n(1-d^2)-2(1+d)(f_{21}+2f_{12})}$$

$$= \frac{3(1-d)[4n-n'(3+d^2)]-8f_{12}}{6(1-d)[2n-n'(1+d)]-8f_{12}}$$

und hypothetisch

$$\frac{f_{03}-f'_{03}}{f_{03}} = \frac{4(n-n')}{4n-n'(3+2d-d^2)}$$ [5].

Die relative Häufigkeit bedingter unter sämtlichen ausschließlich weiblichen Drillinggeburten bleibt also des kleineren Divisors wegen wiederum, wie bei den Zwillingen, etwas größer als der entsprechende Wert der männlichen, so lange $d > 0$.

Endlich beträgt die relative Häufigkeit bedingter unter sämtlichen Drillinggeburten

$$\frac{f_{30}-f'_{30}+f_{03}-f'_{03}}{n} = 1 - \frac{4(f_{21}+f_{12})}{3n(1-d^2)}$$

$$= 1 - \frac{n'}{n}.$$

4. Allgemein ergibt sich zur Berechnung der Anzahl ($n'$) bedingungsfreier Geschlechtskombinationen unter $n$ Fällen $r$-facher

5) Dem entsprechen bei unserem Material die numerischen Unterschiede

| | analytisch | hypothetisch |
|---|---|---|
| ♂ | 0,6016 | 0,6076 |
| ♀ | 0,6449 | 0,6390. |

Mehrlinggeburten unter der Voraussetzung, dass bedingte derselben stets eingeschlechtlich sind, die Beziehung

$$\frac{n'}{2^v}[2^v-(1+d)^v-(1-d)^v]=s, \tag{10}$$

wo $s=f_{v-1,1}+f_{v-2,2}+\cdots+f_{2,v-2}+f_{1,v-1}=n-f_{v0}-f_{0v}$, d. h. gleich der Summe aller zweigeschlechtlichen Geburten. Ferner sei

$$2h=(1+d)^v+(1-d)^v=2(1+v_2d^2+v_4d^4+\cdots).$$

Dann ist

$$n'=\frac{2^{v-1}\cdot s}{2^{v-1}-h}$$

$$=\frac{s[(1+d)+(1-d)]^v}{2(2^{v-1}-h)}$$

$$=\frac{s}{2(2^{v-1}-1+d^2(2^{v-1}-1-v_2)+d^4(2^{v-1}-1-v_2-v_4)+\cdots]}\cdot\frac{[(1+d)+(1-d)]^v}{1-d^2}.$$

Ferner ist die Gesamtheit aller eingeschlechtlichen Geburten empirisch

$$f_{v0}+f_{0v}=n-s$$

und hiervon nach (2) und (6) männlich, resp. weiblich

$$\left.\begin{aligned} f_{v0}&=\frac{n}{2}(1+d)-\frac{s+\sum_\mu[(v-\mu-1)f_{v-\mu,\mu}]}{v},\\ f_{0v}&=\frac{n}{2}(1-d)-\frac{s+\sum_\mu[(v-\mu-1)f_{\mu,v-\mu}]}{v},\end{aligned}\right\} \tag{11}$$

wo $0<\mu<v$ und $\mu$ ganzzahlig.

Die Summe aller bedingungsfreien eingeschlechtlichen Geburten beträgt

$$f'_{v0}+f'_{0v}=n'-s$$

$$=\frac{sh}{2^{v-1}-h},$$

$$\left.\begin{aligned} \text{wovon männlich:}\quad f'_{v0}&=\frac{s(1+d)^v}{2(2^{v-1}-h)},\\ \text{weiblich:}\quad f'_{0v}&=\frac{s(1-d)^v}{2(2^{v-1}-h)},\end{aligned}\right\} \tag{12}$$

die Frequenzen der bedingten eingeschlechtlichen Geburten daher unkorrigiert

$$\left.\begin{aligned} f_{v0}-f'_{v0} &= \frac{n}{2}(1+d)-\frac{s}{2v}\,\frac{2(2^{v-1}-h)+v(1+d)^v}{2^{v-1}-h}-\frac{1}{v}\sum_{\mu}[(v-\mu-1)\,f_{v-\mu,\mu}] \\ f_{0v}-f'_{0v} &= \frac{n}{2}(1-d)-\frac{s}{2v}\,\frac{2(2^{v-1}-h)+v(1-d)^v}{2^{v-1}-h}-\frac{1}{v}\sum_{\mu}[(v-\mu-1)\,f_{\mu,v-\mu}]. \end{aligned}\right\} \quad (13)$$

Zur Berechnung der Frequenzen der bedingungsfreien zweigeschlechtlichen Geburtenkombinationen dient der Ausdruck

$$f'_{v-\mu,\mu}=\frac{s}{2(2^{v-1}-h)}\,v_\mu(1+d)^{v-2\mu}(1-d^2)^\mu\,, \qquad (14)$$

so dass

$$\Sigma(f_{v-\mu,\mu})=\Sigma(f'_{v-\mu,\mu})=s.$$

Unter der erst für $r>2$ erforderlichen weiteren Voraussetzung, dass $f_{v-\mu,\mu}=f'_{v-\mu,\mu}$ und $f_{\mu,v-\mu}=f'_{\mu,v-\mu}$, ergeben sich für männliche und weibliche eingeschlechtliche Geburten überhaupt die hypothetischen Werte

$$\left.\begin{aligned} f_{v0} &= \frac{n}{1}(1+d)-\frac{s}{2}\left(1+\frac{d(2^{v-1}-v)-v_3d^3-v_5d^5-\cdots}{2^{v-1}-h}\right) \\ &= \frac{1+d}{2}\left(n-n'\left[1-\left(\frac{1+d}{2}\right)^{v-1}\right]\right), \\ f_{0v} &= \frac{n}{2}(1-d)-\frac{s}{2}\left(1-\frac{d(2^{v-1}-v)-v_3d^3-v_5d^5-\cdots}{2^{v-1}-h}\right) \\ &= \frac{1-d}{2}\left(n-n'\left[1-\left(\frac{1-d}{2}\right)^{v-1}\right]\right) \end{aligned}\right\} \quad (15)$$

und damit für die bedingten eingeschlechtlichen Geburten die korrigierten Frequenzen

$$\left.\begin{aligned} f_{v0}-f'_{v0} &= \frac{n-n'}{2}(1+d) \\ f_{0v}-f'_{0v} &= \frac{n-n'}{2}(1-d), \end{aligned}\right\} \quad (16)$$

so dass bei dieser Hypothese die Geschlechtsdifferenz der letzteren[6]) stets gleich $d$ oder, wie bei Einlinggeburten, identisch mit derjenigen der Gesamtheit aller in der betreffenden Klasse Geborenen

6) Die Geschlechtsdifferenz bedingungsfreier eingeschlechtlicher Mehrlinggeburten ist

$$\frac{f'_{v0}-f'_{0v}}{f'_{v0}+f'_{0v}}=\frac{(1+d)^v}{h}-1.$$

ist. Die Summe der bedingten Frequenzen wird durch die Korrektur der letzteren nicht verändert.

Das Verhältnis der bedingten zu den bedingungsfreien eingeschlechtlichen Geburten ist

$$\frac{f_{v0}+f_{0v}}{f'_{v0}+f'_{0v}}-1=\frac{2^{v-1}(n-n')}{n'h}. \tag{17}$$

Sind sämtliche Fälle einer Klasse von Mehrlinggeburten bedingungsfrei, so ist $n'=n$ und die Verteilung ihrer Geschlechtskombinationen folgt dem Ausdruck

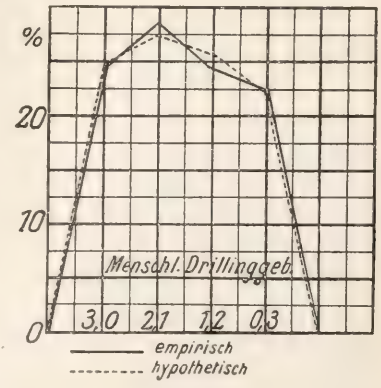
$$\frac{n}{2^v}[(1+d)+(1-d)]^v.$$

Endlich beträgt die wahrscheinliche Summe aller eingeschlechtlichen $v$-fachen Mehrlinggeburten: $\frac{nh}{2^{v-1}}$, die relative Frequenz bedingter eingeschlechtlicher unter sämtlichen $v$-fachen Mehrlinggeburten

$$1-\frac{n'}{n}=1-\frac{s}{n}\left(1+\frac{h}{2^{v-1}-h}\right). \tag{18}$$

Die Anwendbarkeit der Methode beruht auf der Richtigkeit der Voraussetzung, dass nur die Häufigkeit eingeschlechtlicher Kombinationen von Mehrlinggeburten durch besondere, wenn auch im einzelnen ungenügend bekannte Bedingungen begünstigt wird, diejenige zweigeschlechtlicher dagegen unbeeinflusst bleibt.

5. Zur Beurteilung der Übereinstimmung der empirischen mit den berechneten (hypothetischen oder wahrscheinlichen) Frequenzen der Geschlechtskombinationen einer gegebenen Klasse von Mehrlinggeburten denke man sich beide graphisch über denselben Abszissen dargestellt. Dann ergeben sie inhaltgleiche Polygone, die sich mehr oder weniger genau decken, und der relative Betrag des Flächenteils, mit dem sie zur Deckung gelangen, bildet das natürliche Maß dieser Übereinstimmung (vgl. die Textfigur).




Bequemer als dieser Betrag jedoch ist sein Komplementwert, der relative Deckungsfehler der Frequenzpolygone, zu ermitteln. Dieser erscheint in der graphischen Darstellung aus Trapezen, Dreiecken oder aus beiden zusammengesetzt, deren Flächensumme in folgender Weise berechnet wird.

Man bildet die Differenzen der homologen empirischen und berechneten Frequenzen, indem man letztere von ersteren subtrahiert. Dann erhält man eine Reihe positiver und negativer Werte der Summe Null. Nun bildet man die absolute Summe dieser Differenzen, indem man sie sämtlich als positive Werte addiert, berechnet hierauf die Quotienten zwischen dem absoluten Produkt und der absoluten Summe je zweier benachbarter Differenzen ungleichen Vorzeichens und subtrahiert die Summe dieser Quotienten von der absoluten Summe der Differenzen. Die so entstehende Zahl, durch $2n$, den doppelten Flächeninhalt jedes der Polygone, dividiert, ergibt den relativen Deckungsfehler $\Delta$ mit dem wahrscheinlichen Fehler

$$E(\Delta) = 0{,}67449 \sqrt{\frac{\Delta(1-\Delta)}{n}}.$$

| Z. B. Drillinggeburten | 3,0 | 2,1 | 1,2 | 0,3 |
|---|---|---|---|---|
| empirisch | 245 | 285 | 245 | 225 |
| hypothetisch | 248,7 | 273,8 | 256,2 | 221,3 |
| Differenzen | $-3{,}7$ | $+11{,}2$ | $-11{,}2$ | $+3{,}7$, |

so dass $\Sigma(\sqrt{(f_1-f_2)^2}) = 29{,}8$, $q_1 = 41{,}44 : 14{,}9$, $q_2 = 125{,}44 : 22{,}4$, $q_3 = 41{,}44 : 14{,}9$, $\Sigma(q) = 11{,}16$, mithin

$$\Delta = \frac{29{,}8 - 11{,}16}{2000} = 0{,}00932 \pm 0{,}00205,$$

d. h. die verglichenen Frequenzpolygone decken sich zu $99{,}07 \pm 0{,}20\,\%$ ihres Inhalts.

Für den Vergleich der empirischen mit den wahrscheinlichen Frequenzen (cf. Abschnitt 1) dagegen fände man

die Differenzen: $107{,}1 - 102{,}1 - 117{,}1 + 112{,}1$

und $$\Delta = \frac{438{,}4 - 109{,}54}{2000} = 0{,}16443 \pm 0{,}00791,$$

d. h. die verglichenen Frequenzpolygone decken sich nur zu $83{,}56 \pm 0{,}79\,\%$ ihres Inhalts.

## II.

6. Die vorstehenden Betrachtungen wurden durch die Ähnlichkeit der Befunde veranlasst, die ein Vergleich der Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen bei vier verschiedenen Beobachtungsreihen menschlicher Zwillingsgeburten ergab.

In seiner „Physiologie der Zeugung“ führt Hensen (p. 250) nach v. Fricks eine Geburtenstatistik für Preußen während der 54jährigen Periode 1826—1879 an. Er gibt zum Teil die absoluten, zum Teil relative Zahlen, aus denen sich die absoluten ermitteln

lassen. Diese Statistik umfasst unter 38360057 Geburten überhaupt Mehrlinggeburten bis zu Fünflingen[7]). In Band VI des „Handwörterbuchs der Naturwissenschaften" findet man s. v. „Missbildungen" (p. 988) eine Statistik der Zwillinggeburten in Deutschland für 1902. Ferner enthält Heft 26 der „Statistik des Hamburgischen Staates" (p. 39 und 56) Daten über 117094 Geburten der Jahre 1904—1908 im Hamburgischen Staatsgebiet, unter denen die höchstzahligen Mehrlinggeburten Drillinge sind. Endlich teilte Cobb kürzlich in „Science" (p. 501—502) die Frequenzen der Geschlechtskombinationen von 3334 Zwillinggeburten aus den Staaten Connecticut, Maine und Vermont während der Jahre 1899—1912 mit.

Um einen Vergleich mit Tieren zu erhalten, welche normalerweise Mehrlinggeburten zur Welt bringen, benutzte ich Parker's und Bullard's Arbeit „On the size of litters and the number of nipples in swine", die ich der Güte der Verfasser verdanke. In dieser (p. 414—426) findet sich eine Tabelle, auf welcher für jedes der beiden Uterushörner von 1000 trächtigen Weibchen einzeln u. a. die Anzahl, das Geschlecht und die gegenseitige Lage der darin enthaltenen Embryonen angegeben ist, und aus dieser habe ich die mich interessierenden Daten ausgezogen. Das gesamte Material umfasst also 2000 Uterushörner, wobei auf die einzelnen Klassen der (bis achtfachen) Mehrlinggeburten natürlich nur wenige Fälle kommen können; doch ist es mir nicht gelungen, anderweitig eine größere Beobachtungsreihe aufzufinden.

Die nachstehende Tabelle I gibt eine Übersicht über das gesamte mir zur Verfügung stehende Material.

Tabelle I.

| $v$ | ‰ Geburten | ‰ $d \pm E(d)$ | ‰ ♂ | ‰ ♀ | $n$ |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Preußen 1826—1879. | | | |
| 1 | 987,957 | 30,77 ± 0,08 | 976,237 | 975,881 | 37898071 |
| 2 | 11,905 | 23,00 ± 0,50 | 23,351 | 23,708 | 456685 |
| 3 | 0,136 | 33,26 ± 3,81 | 0,404 | 0,402 | 5221 |
| 4 | 0,002 | —71,43 ± 27,11 | 0,007 | 0,009 | 77 |
| 5 | 0,000[1]) | 600,00 ± 98,52 | 0,001[2]) | 0,000[3]) | 3 |
| Total | 1000,000 | 30,59 ± 0,08 | 1000,000 | 1000,000 | 38360057 |

[1]) 0,00008 [2]) 0,00060 [3]) 0,00016

7) Des weiteren zitiert Hensen (l. c. p. 209) nach Oesterlen eine Statistik über 33556 Zwillinggeburten ohne Angabe ihrer Herkunft, die schwerlich mit der preußischen identisch ist, da sie einen wesentlich größeren Wert für $d$ (0,03330 + 0,00184) als diese ergibt. Die Frequenzverteilung der Geschlechtskombinationen bei ihnen ist in relativen Zahlen ausgedrückt, aus denen sich die absoluten nicht mit Sicherheit, d. h. ganzzahlig, ermitteln lassen. Vielleicht liegen dabei Druckfehler vor; jedenfalls ist statt 20,23 % für $f_{02}$ 30,23 % zu lesen.

| $r$ | ‰ Geburten | ‰ $d \pm E(d)$ | ‰ ♂ | ‰ ♀ | $n$ |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Deutschland 1902. | | | |
| 2 | ? | 19,86 ± 0,58 | ? | ? | 25980 |
| | | Hamburg 1904—1908. | | | |
| 1 | 986,942 | 28,94 ± 1,40 | 974,736 | 973,456 | **115565** |
| 2 | 12,947 | 4,62 ± 8,66 | 24,969 | 26,180 | **1516** |
| 3 | 0,111 | —76,92 ± 76,14 | 0,295 | 0,364 | **13** |
| Total | 1000,000 | 28,29 ± 1,38 | 1000,000 | 1000,000 | 117094 |
| | | Vereinigte Staaten 1899—1912. | | | |
| 2 | ? | 28,49 ± 5,84 | ? | ? | 3334 |
| | | Schwein (Parker und Bullard 1913). | | | |
| 0 | 26,0 | — | — | — | 52 |
| 1 | 103,0 | 58,25 ± 33,17 | 36,045 | 32,926 | 206 |
| 2 | 227,0 | —6,61 ± 15,83 | 149,140 | 155,126 | 454 |
| 3 | 307,5 | 29,81 ± 11,10 | 314,153 | 303,802 | 615 |
| 4 | 219,5 | 13,67 ± 11,38 | 294,312 | 293,958 | 439 |
| 5 | 87,0 | —16,09 ± 16,17 | 141,534 | 150,034 | 174 |
| 6 | 20,0 | —25,00 ± 30,78 | 38,691 | 41,752 | 40 |
| 7 | 7,5 | 123,81 ± 46,19 | 19,511 | 15,614 | 15 |
| 8 | 2,5 | 0,00 ± 75,41 | 6,614 | 6,789 | 5 |
| Total | 1000,0 | 13,07 ± 6,17 | 1000,000 | 1000,001 | 2000 |

Kombinationsschema
der rechts- und der linksseitigen Embryozahlen in den Uterushörnern von 1000 trächtigen Schweinen.
(Nach Parker und Bullard 1913.)

| | $r$ | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | $\Sigma$ | ♂ | ♀ |
| 0 | | 6 | 7 | 9 | 1 | | | | | 23 | — | — |
| 1 | 9 | 32 | 29 | 28 | 5 | 3 | | | | 106 | 57 | 49 |
| 2 | 11 | 30 | 80 | 52 | 44 | 6 | 2 | | | 225 | 224 | 226 |
| 3 | 6 | 22 | 71 | 110 | 77 | 18 | 3 | 2 | | 309 | 479 | 448 |
| $l$ 4 | 3 | 9 | 32 | 73 | 62 | 20 | 7 | 1 | 1 | 208 | 424 | 408 |
| 5 | | | 7 | 31 | 35 | 19 | 9 | 3 | | 104 | 250 | 270 |
| 6 | | 1 | 3 | 3 | 4 | 3 | | 2 | 2 | 18 | 49 | 59 |
| 7 | | | | | 2 | 1 | 1 | 1 | | 5 | 18 | 17 |
| 8 | | | | | 1 | | | 1 | | 2 | 10 | 6 |
| $\Sigma$ | 29 | 100 | 229 | 306 | 231 | 70 | 22 | 10 | 3 | 1000 | 1511 | 1483 |
| ♂ | — | 52 | 227 | 471 | 466 | 178 | 68 | 41 | 10 | 1513 | 3024 | |
| ♀ | — | 48 | 231 | 447 | 458 | 172 | 64 | 29 | 14 | 1463 | | 2946 |

Differenzreihe des Kombinationsschemas.

| $r-l$: | −5 | −4 | −3 | −2 | −1 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $f$: | 1 | 7 | 27 | 101 | 223 | 304 | 195 | 109 | 24 | 9 |

In Deutschland (Preußen, Hamburg) kommen auf die Gesamtzahl der menschlichen Geburten in runden Zahlen: Zwillinggeburten 1 : 84, Drillinggeburten 1 : 7350, Vierlinggeburten 1 : 500000. In je 1000 Geburten werden durchschnittlich 1012 Kinder, davon 522 männliche, geboren.

Von der Gesamtzahl geborener Knaben fällt in Deutschland ein etwas höherer Prozentsatz auf Einlinggeburten als von derjenigen der Mädchen; letztere ist daher etwas stärker an den Zwilling- und, dem Anschein nach, an den Mehrlinggeburten überhaupt beteiligt. Dementsprechend übertrifft die Geschlechtsdifferenz der Einlinggeburten Preußens und Hamburgs diejenige der Gesamtheit der Geborenen.

Bei den verschiedenen Klassen menschlicher Mehrlinggeburten schwankt die Geschlechtsdifferenz in weiten Grenzen (von +77 bis zu 600‰), ist jedoch in der Mehrzahl der Fälle mit so großen wahrscheinlichen Fehlern behaftet, dass auf ihre numerischen Werte kein Gewicht gelegt werden darf. In zwei Beobachtungsreihen (Preußen, Hamburg) bleibt die der Zwillinge deutlich hinter der der Einlinge zurück, und für die Zwillinggeburten Deutschlands in 1902 ist die gefundene Geschlechtsdifferenz ebenfalls weit niedriger als der Durchschnitt.

Beim Schwein wurden in den einzelnen Uterushörnern trächtiger Weibchen 0—8, meist 3 Embryonen angetroffen, in 75,4 % aller 2000 Fälle 2—4. Infolge der weitgehenden Trennung der Uterushörner bei dieser Tierart sind hier von gemeinschaftlichen Bedingungen abhängige Mehrlinggeburten nur aus je einem einzelnen Horn zu erwarten; aus diesem Grunde wurden nur Embryonengruppen aus solchen berücksichtigt. Die Verteilung der rechts- und linksseitigen Embryozahlen ist aus dem Kombinationsschema der Tabelle I ersichtlich; so war links in 23, rechts in 29 Fällen das eine Uterushorn leer, während das andere 1—4 Embryonen enthielt. Ein Vergleich der rechts- und linksseitigen Befunde ergibt

| | Embryonen | | davon | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | $A$ | $\varepsilon$ | ♂ | ♀ | $d$ |
| rechts: | 2,976 | 1,35404 | 1,513 | 1,463 | $0{,}01680 \pm 0{,}00874$ |
| links: | 2,994 | 1,41339 | 1,511 | 1,483 | $0{,}00935 \pm 0{,}00872$ |

Korrelation: $\varrho = 0{,}44598 \pm 0{,}01709$, Asymmetrie: $\alpha = -0{,}01358$, d. h. bei großer durchschnittlicher Ähnlichkeit der Anzahlen und der Geschlechtsverteilung rechts- und linksseitiger Embryonen besteht eine merkliche positive Korrelation der ersteren. Die (linearen)

Regressionen der Anzahlen von Embryonen einer Körperseite auf die von solchen der anderen sind ($r$ = rechts, $l$ = links)

$$r = 1{,}6178 + 0{,}45365\ l$$
$$l = 1{,}6892 + 0{,}43844\ r.$$

Die Geschlechtsdifferenz innerhalb der einzelnen Geburtenklassen schwankt in weiten Grenzen (von : 24 bis zu 124 ‰), ist jedoch stets mit einem so großen wahrscheinlichen Fehler behaftet, dass keine bestimmten Beziehungen zu ihnen erkennbar sind. Im Mittel beträgt sie $13{,}07 \pm 6{,}17$ ‰, ist also wesentlich geringer als beim Menschen.

Tabelle II enthält den Vergleich der berechneten (hypothetischen und wahrscheinlichen) mit den beobachteten Frequenzen der Geschlechtskombinationen bei den einzelnen Klassen von Mehrlinggeburten des Menschen und des Schweins. Letzteren sind, mit Ausnahme derjenigen der menschlichen Zwillinggeburten, ihre wahrscheinlichen Fehler beigefügt.

Tabelle II.

A. Mensch.

1. Zwillinge.

| | Preußen 1826—1879. | | | | Deutschland 1902. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ♂,♀ | emp. | analyt. bed.-fr. + bed. | | wahrsch. | emp. | analyt. bed.-fr. + bed. | | wahrsch. |
| 20 | 148879 | 88703 + | 60176 | 119483 | 8355 | 5091,3 + | 3263,7 | 6755,5 |
| 11 | 169430 | 169430 | | 228222 | 9786 | 9786 | | 12984,9 |
| 02 | 138376 | 80906 + | 57470 | 108980 | 7839 | 4702,4 + | 3136,6 | 6239,6 |
| Σ | 456685 | 339039 + | 117646 | 456685 | 25980 | 19579,7 + | 6400,3 | 25980,0 |

| | Hamburg 1904—1908. | | | Verein. Staaten 1899—1912. | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ♂,♀ | emp. | analyt. bed.-fr. + bed. | wahrsch. | emp. | analyt. bed.-fr. + bed. | | wahrsch. |
| 20 | 497 | 266,95 + 230,05 | 382,51 | 1118 | 631,49 + | 486,51 | 881,67 |
| 11 | 529 | 529 | 757,98 | 1193 | 1193 | | 1665,65 |
| 02 | 490 | 262,07 + 227,93 | 375,51 | 1023 | 563,45 + | 459,55 | 786,68 |
| Σ | 1516 | 1058,02 + 457.98 | 1516,00 | 3334 | 2387,94 + | 946,06 | 3334,00 |

Relative Werte.

| | $1-\frac{f'_{20}}{f_{20}}$ | $1-\frac{f'_{02}}{f_{02}}$ | $1-\frac{n'}{n} \pm \mathrm{E}$ | $\Delta \pm \mathrm{E}(\Delta)$ (wahrsch.) |
|---|---|---|---|---|
| Preußen 1826—79 | 0,4042 | 0,4153 | 0,2576 + 0,0004 | 0,0858 ± 0,0003 |
| Deutschland 1902 | 0,3906 | 0,4001 | 0,2464 + 0,0019 | 0,0821 + 0,0011 |
| Hamburg 1904 –08 | 0,4629 | 0,4652 | 0,3021 + 0,0080 | 0,1007 + 0,0052 |
| Ver. Staaten 1899—1912 | 0,4352 | 0,4492 | 0,2838 + 0,0053 | 0,0945 ± 0,0034 |

2. Drillinge (Preußen 1826—1879).

| ♂,♀ | emp. ± E | analyt. bed.-fr. + bed. | bed. (korr.) | hypoth. | wahrsch. |
|---|---|---|---|---|---|
| 30 | 1279 ± 20,96 | 509,30 + 769,70 | 789,20 | 1298,50 | 719,94 |
| 21 | 1488 ± 22,00 | 1429,52 + 58,48 | 0,00 | 1429,52 | 2020,76 |
| 12 | 1279 ± 20,96 | 1337,48 — 58,48 | | 1337,48 | 1890,66 |
| 03 | 1175 ± 20,35 | 417,12 + 757,88 | 738,38 | 1155,50 | 589,64 |
| Σ | 5221 | 3693,42 + 1527,58 | 1527,58 | 5221,00 | 5221,00 |

3. Vierlinge (Preußen 1826—1879).

| ♂,♀ | emp. ± E | analyt. bed.-fr. + bed. | bed. (korr.) | hypoth. | wahrsch. |
|---|---|---|---|---|---|
| 40 | 11 ± 2,07 | 2,72 + 8,28 | 8,57 | 11,29 | 3,58 |
| 31 | 15 ± 2,34 | 12,55 + 2,45 | 0,00 | 12,55 | 16,51 |
| 22 | 18 ± 2,50 | 21,73 — 3,73 | | 21,73 | 28,58 |
| 13 | 18 ± 2,50 | 16,72 + 1,28 | | 16,72 | 21,99 |
| 04 | 15 ± 2,34 | 4,82 + 10,18 | 9,89 | 14,71 | 6,34 |
| Σ | 77 | 58,54 + 18,46 | 18,46 | 77,00 | 77,00 |

Relative Werte.

| | $1-\frac{f'_{v0}}{f_{v0}}$ | $1-\frac{f'_{0v}}{f_{0v}}$ | $1-\frac{n'}{n} \pm E$ | $\Delta \pm E(\Delta)$ (hypoth.) | (wahrsch.) |
|---|---|---|---|---|---|
| Drillinge | 0,6018 | 0,6450 | 0,2926 + 0,0042 | 0,0075 ± 0,0008 | 0,1644 ± 0,0025 |
| Vierlinge | 0,7527 | 0,6787 | 0,2397 + 0,0328 | 0,0347 + 0,0141 | 0,1832 + 0,0297 |

B. Schwein.

1. Zwillinge.

| ♂,♀ | emp. ± E | analyt. bed.-fr. + bed. | wahrsch. |
|---|---|---|---|
| 20 | 104 ± 6,04 | 119,90 — 15,90 | 112 |
| 11 | 243 ± 7,17 | 243 | 227 |
| 02 | 107 ± 6,10 | 123,12 — 16,12 | 115 |
| Σ | 454 | 486,02 — 32,02 | 454 |

2. Drillinge.

| ♂,♀ | emp. ± E | analyt. bed.-fr. + bed. | bed. (korr.) | hypoth. | wahrsch. |
|---|---|---|---|---|---|
| 30 | 88 ± 5,86 | 82,35 + 5,65 | 6,08 | 88,43 | 83,96 |
| 21 | 234 ± 8,12 | 232,74 + 1,26 | 0,00 | 232,74 | 237,29 |
| 12 | 218 + 8,00 | 219,26 — 1,26 | | 219,26 | 223,55 |
| 03 | 75 ± 5,47 | 68,85 + 6,15 | 5,72 | 74,57 | 70,20 |
| Σ | 615 | 603,20 + 11,80 | 11,80 | 615,00 | 615,00 |

3. Vierlinge.

| ♂,♀ | emp. ± E | analyt. bed.-fr. + bed. | bed. (korr.) | hypoth. | wahrsch. |
|---|---|---|---|---|---|
| 40 | 31 ± 3,62 | 28,89 + 2,11 | 0,61 | 29,50 | 28,97 |
| 31 | 113 ± 6,18 | 112,44 + 0,56 | 0,00 | 112,44 | 112,75 |
| 22 | 157 ± 6,77 | 164,11 — 7,11 | | 164,11 | 164,56 |
| 13 | 113 ± 6,18 | 106,45 + 6,55 | | 106,45 | 106,75 |
| 04 | 25 ± 3,28 | 25,90 — 0,90 | 0,60 | 26,50 | 25,97 |
| Σ | 439 | 437,79 + 1,21 | 1,21 | 439,00 | 439,00 |

4. Fünflinge.

| ♂,♀ | emp. ± E | analyt. bed.-fr. + bed. | bed. (korr.) | hypoth. | wahrsch. |
|---|---|---|---|---|---|
| 50 | 7 ± 1,75 | 4,98 + 2,02 | 0,58 | 5,56 | 5,01 |
| 41 | 21 ± 2,90 | 25,72 — 4,72 | 0,00 | 25,72 | 25,89 |
| 32 | 54 ± 4,12 | 53,11 + 0,89 | | 53,11 | 53,47 |
| 23 | 60 ± 4,23 | 54,85 + 5,15 | | 54,85 | 55,22 |
| 14 | 27 ± 3,22 | 28,32 — 1,32 | | 28,32 | 28,53 |
| 05 | 5 ± 1,49 | 5,85 — 0,85 | 0,59 | 6,44 | 5,88 |
| Σ | 174 | 172,83 + 1,17 | 1,17 | 174,00 | 174,00 |

Relative Werte.

| | $1 - \frac{f''_{e0}}{f_{v0}}$ | $1 - \frac{f''_{0v}}{f_{0v}}$ | $1 - \frac{n'}{n} \pm$ E |
|---|---|---|---|
| Zwillinge | —0,1529 | —0,1507 | —0,0708 ± 0,0081 |
| Drillinge | 0,0642 | 0,0820 | 0,0192 ± 0,0037 |
| Vierlinge | 0,0681 | —0,0360 | 0,0028 ± 0,0017 |
| Fünflinge | 0,2886 | —0,1700 | 0,0067 ± 0,0042 |

| | $\Delta \pm$ E ($\Delta$) | |
|---|---|---|
| | (hypoth.) | (wahrsch.) |
| Zwillinge | — | 0,0235 ± 0,0048 |
| Drillinge | 0,0012 ± 0,0009 | 0,0108 ± 0,0028 |
| Vierlinge | 0,0137 ± 0,0037 | 0,0143 ± 0,0038 |
| Fünflinge | 0,0347 ± 0,0094 | 0,0332 ± 0,0092 |

7. Eingeschlechtliche Zwillinggeburten beim Menschen machen 62,3 (Deutschland 1902) bis 65,1 % (Hamburg) der sämtlichen Zwillinggeburten aus, d. h. sie treten 1,26 (Preußen), 1,25 (Deutschland 1902), 1,30 (Hamburg) resp. 1,28 (Ver. Staaten) mal so häufig auf, wie der Wahrscheinlichkeitsrechnung nach zu er-

warten wäre. Ferner sind 24,6 bis 30,2 % aller Zwillinggeburten und 39,1—46,5 % der eingeschlechtlichen bedingte. Das Verhältnis bedingter zu bedingungsfreien eingeschlechtlichen Zwillinggeburten $\left(\frac{f_{20}+f_{02}}{f'_{20}+f'_{02}}-1\right)$ beträgt daher für Preußen 0,69, für Deutschland 1902 0,65, für Hamburg 0,87, für die Ver. Staaten 0,79, für die Gesamtheit der Beobachtungen 0,69. In allen diesen Zahlenwerten besteht eine auffällige Übereinstimmung der vier Beobachtungsreihen.

Während die Geschlechtskombinationen der bedingungsfreien Zwillinggeburten Frequenzen aufweisen, die ihren Wahrscheinlichkeiten entsprechen, so dass

$$f'_{20} : f'_{11} : f'_{02} = (1+d)^2 : 2(1-d^2) : (1-d)^2$$

und

$$f'_{20} : f'_{02} = \left(\frac{1+d}{1-d}\right)^2,$$

verhalten sich diejenigen der bedingten stets wie $m : w$ der Gesamtheit, nämlich

$$(f_{20} - f'_{20}) : (f_{02} - f'_{02}) = \frac{1+d}{1-d},$$

also nicht wie Zwilling-, sondern wie Einlinggeburten.

Mithin besteht ein charakteristischer und gesetzmäßiger Unterschied in der Frequenzverteilung bedingungsfreier und bedingter Geschlechtskombinationen bei menschlichen Zwillinggeburten, in welchem die scheinbar irreguläre Verteilung der Gesamtheit derselben ihre vollständige Erklärung findet.

Eingeschlechtliche Drillinggeburten beim Menschen machen 47,0 % der sämtlichen aus oder sie sind 1,87mal so häufig wie nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwarten. Ferner sind 60,2 (♂) resp. 64,5 % (♀) der eingeschlechtlichen und 29,3 % aller Drillinggeburten bedingte; solche sind also in Preußen noch etwas häufiger als bedingte Zwillinggeburten. Das Verhältnis bedingter zu bedingungsfreien eingeschlechtlichen Drillinggeburten ist daher

$$\frac{f_{30}+f_{03}}{f'_{30}+f'_{03}} - 1 = 1{,}65,$$

also viel größer als das entsprechende der Zwillinggeburten.

Die Frequenzen bedingungsfreier Drillinggeburten verhalten sich ihrer Wahrscheinlichkeit gemäß, so dass

$$f'_{30} : f'_{03} = \left(\frac{1+d}{1-d}\right)^3 = 1{,}2210.$$

Die der bedingten hingegen erreichen, wie schon im dritten Abschnitt dieser Arbeit hervorgehoben, das hypothetisch zu erwartende Verhältnis

$$(1+d) : (1-d) = 1{,}0688$$

infolge geringer, wahrscheinlich zufälliger[8]) Unregelmäßigkeiten der Frequenzverteilung der zweigeschlechtlichen Kombinationen nicht, sondern ergeben das wesentlich kleinere

$$(f_{30} - f'_{30}) : (f_{03} - f'_{03}) = 1{,}0156,$$

welches nicht die dritte, sondern rund erst die dreizehnte Wurzel aus $\left(\frac{1+d}{1-d}\right)^3$ darstellt.

Statt der analytisch gefundenen müssten die korrigierten Werte

$$f_{30} - f'_{30} = 789{,}20,\ f_{03} - f'_{03} = 738{,}38$$

vorliegen, um das Verhältnis 1,0688 zu ergeben; ihnen entspricht die Erhöhung von $f_{30} = 1279 \pm 20{,}96$ auf 1298,5 und die Herabsetzung von $f_{03} = 1175 + 20{,}35$ auf 1155, also Abänderungen der beobachteten Größen, die noch innerhalb der wahrscheinlichen Fehler der letzteren bleiben. Unter der Voraussetzung, dass neben den bedingungsfreien Geburtenkombinationen in ihrem Wahrscheinlichkeitsverhältnis die bedingten im korrigierten Verhältnis $(1+d) : (1-d)$ auftreten, erhält man die hypothetische Verteilung der Gesamtheit, die eine weit bessere Übereinstimmung mit der empirischen, als die wahrscheinliche, ergibt: der relative Deckungsfehler der graphischen Darstellungen beträgt in ersterem Vergleich nur $0{,}75 \pm 0{,}08\,\%$, in letzterem $16{,}44 \pm 0{,}35\,\%$.

An menschlichen Vierlinggeburten enthält das preußische Material nach Hensen nur 77 Fälle; die entsprechenden Zahlenwerte sind daher notwendig mit großen wahrscheinlichen Fehlern behaftet.

Eingeschlechtliche Vierlinggeburten machen $33{,}8\,\%$ der sämtlichen aus, oder sie sind 2,62mal so häufig wie nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwarten. Ferner sind 75,3 (♂) resp. 67,9 (♀) % der eingeschlechtlichen und $24{,}0\,\%$ aller Vierlinggeburten bedingte. Das Verhältnis bedingter zu bedingungsfreien eingeschlechtlichen Vierlinggeburten beträgt

$$\frac{f_{40} + f_{04}}{f'_{40} + f'_{04}} - 1 = 2{,}45,$$

ist also noch wesentlich größer als bei Drillinggeburten.

---

8) Die graphische Darstellung der empirischen Frequenzen (cf. die Textfigur auf p. 519) ergibt ein Polygon, dessen $f_{12}$-Winkel gegen die Fläche desselben ein wenig einspringt, obgleich sowohl $f_{21}$ wie $f_{03}$ ausspringende Winkel aufweisen. Ein derartiger Befund, der sich zahlenmäßig in einer kleinen positiven zwischen zwei größeren negativen zweiten Differenzen der Frequenzen äußert, ist erfahrungsgemäß ein Zeichen zufälliger Irregularität.

# Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Menzingerstr. 15, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Erlangen, Auf dem Berg 14, einsenden zu wollen.**

Bd. XXXV. 20. Dezember 1915. № 12.

Inhalt: **Driesch**, Gibt es harmonisch-äquipotentielle Systeme? Eine Erwiderung. — **Lehmann**, Art, Reine Linie, Isogene Einheit. — **Wasmann**, Nachtrag zum Mendelismus bei Ameisen. — **Goldschmidt**, Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. — Prät, Einige neuere Versuche über die Wirkung des Lichtes auf die lebenden Organismen. — Schaxel, Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. — Brehm's Tierleben. — Seitz, Die Großschmetterlinge der Erde. — Abderhalden, Lehrbuch der Physiologischen Chemie in Vorlesungen. — Bateson, Mendel's Vererbungstheorien. — Register.

## Gibt es harmonisch-äquipotentielle Systeme?

### Eine Erwiderung

von **Hans Driesch** (Heidelberg).

Im Laufe der letzten Jahre habe ich auf Angriffe gegen mein biologisches Theoriensystem nur in seltenen Fällen geantwortet, und zwar eigentlich nur dann, wenn es sich um besondere Meinungsverschiedenheiten im Rahmen der allgemeinen vitalistischen Theorie handelte, wie z. B. in der Frage nach der besonderen Art und Weise der vital-mechanischen Wechselbeziehung[1]). Ich war nämlich der Überzeugung, dass alles gegen den Grundgedanken der vitalistischen Theorie Vorgebrachte diesen Grundgedanken gar nicht traf, sondern vielmehr aus einem begrifflichen Missverstehen oder unvollständigen Erfassen der empirisch und logisch gleich fest verankerten Theorie entsprungen war. Und ich hatte das Zutrauen, dass ein gewissenhafter Leser meiner Darlegungen und der Angriffe auf sie alle Dunkelheiten schon zu beheben wissen werde[2]).

1) The Problem of Individuality, 1914, S. 40.

2) Gegen die Angriffe, welche A. Greil und K. Marcus vor einiger Zeit gegen die Entwicklungsmechanik überhaupt richteten, habe ich, im Jahre 1913,

Wenn ich heute mit Rücksicht auf eine bestimmte, neu erschienene biotheoretische Arbeit, nämlich J. Schaxel's Buch über Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen (Jena 1915), von dem in den letzten Jahren von mir befolgten Verhalten abweiche, so geschieht das darum, weil Schaxel die empirische Basis meines Lehrgebäudes stark erschüttern zu können glaubt. Die experimentellen Tatsachen, auf denen dieses Gebäude ruht, seien, so meint er, teils als Tatsachen unrichtig oder unvollständig dargestellt, teils schief analysiert. Mit der Basis aber falle naturgemäß der Bau. Um so mehr aber glaube ich berechtigt zu sein, den Versuch einer Zurückweisung der Angriffe Schaxel's zu unternehmen, weil er andererseits die immanente Logik meines Theoriengebäudes nicht bestreitet: „Driesch's auf die Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme gegründeter Beweis für die Autonomie der Lebensvorgänge . . . ist meines Erachtens in sich richtig," so heißt es auf Seite 132. Aber — es gibt nun eben nach Schaxel harmonisch-äquipotentielle Systeme nicht!

Diesem ganz fundamentalen Angriff gegenüber werden wir nun freilich zeigen können, dass Schaxel selbst in ganz demselben Umfange wie ich das Dasein harmonisch-äquipotentieller Systeme nachgewiesen hat, und zwar auch da, wo er berechtigte Korrekturen an meinen Darlegungen in Einzelheiten vornahm, wie z. B. bei den *Clavellina*-Untersuchungen; auch diese Korrekturen ändern am Wesentlichen nichts.

Ich gehe nun zunächst die verschiedenen kritischen Ausstellungen, welche Schaxel zu meinen Experimentaluntersuchungen als solchen zu machen hat, der Reihe nach gruppenweise durch, um alsdann noch gewisse Fragen der Deutung kurz zu erörtern.

### 1. Veränderung des Furchungstypus durch Temperaturerhöhung und Seewasserverdünnung.

Im Winter 1891/92[3]) habe ich durch Temperaturerhöhung den Typus der Furchung der Eier von *Sphaerechinus granularis* und *Echinus microtuberculatus* dahin verändert, dass im 16zelligen Stadium die Mikromeren teilweise oder ganz in Wegfall kamen, der Keim also aus 16 annähernd gleichen Zellen, meist in nicht ganz

---

eine kritische Erwiderung geschrieben. Doch habe ich die Veröffentlichung derselben unterlassen, da mir die Erörterung des Greil'schen Buches durch Roux (Arch. Entw.-Mech. 35, 1912, S. 314) hier genug zu sagen schien. Auch ist es doch wohl etwas viel verlangt, sich literarisch auf Angriffe einzulassen, deren Autor, in diesem Falle Marcus, sich zu dem Satze versteigt: „Die Zahl derjenigen Arbeiten, die Tatsachenmaterial zu diesen (sc. den entwicklungsphysiologischen) Problemen beitragen, ist sehr gering." Das Archiv für Entwicklungsmechanik allein ist nach 21 Jahren bei seinem 42. Bande angelangt!

3) Zeitschr. f. wiss. Zool. 55, 1892, S. 10ff.

normalen Lagen, bestand. In der großen Mehrzahl der Fälle erzielte ich trotzdem normale Larven, und wenn ich nicht normale Larven erzielte, so handelte es sich ausgesprochenermaßen um durch die Wärmewirkung „pathologisch" gemachte kurzlebige Objekte.

Der Bericht über das Zustandekommen der abnormen Furchungsstadien sei „dürftig", sagt Schaxel (S. 136); dem gegenüber kann ich nur darauf hinweisen, dass ich in vielen Dutzenden von Fällen einzelne, nach einem besonderen Verfahren isolierte Eier in jedem Stadium der Veränderung beobachtet und gezeichnet habe. Was da noch weiter beobachtet werden soll, weiß ich nicht; Angaben über irgendwelche Körnchen im Protoplasma oder Ähnliches scheinen mir recht gleichgültig zu sein[4]) angesichts des Umstandes, dass es sich eben doch um ganz bestimmte Dinge handelt, nämlich darum: Ist der Furchungstypus überhaupt wesentlich veränderbar? Und wird trotzdem etwa die Larve normal? Beides war auf Grund sehr zahlreicher Versuche zu bejahen: „Meine positiven Versuche in dieser Hinsicht zählen nach vielen Dutzenden", heißt es auf S. 15 meiner Arbeit.

Schaxel selbst hat die Wärmeversuche an *Strongylocentrotus* wiederholt; er hat aber „nur selten" (S. 136) Keime aus gleich großen Blastomeren erzielt und nie normale Larven aus solchen gezogen. Die ausführliche Arbeit ist noch nicht publiziert; dass Schaxel's aus 16 gleich großen Blastomeren bestehende Keime die Ergebnisse doppeltbefruchteter Eier gewesen seien, ist doch wohl nicht anzunehmen. Aber der Misserfolg wäre auch sonst verständlich; diese Wärmeversuche sind nämlich äußerst heikler Art: $^1/_4$ bis $^1/_2{}^0$ C. zu wenig, und die Mikromeren sind noch da; $^1/_4$ bis $^1/_2{}^0$ C. zu viel, und die Larven sind „pathologisch" und sterben früh; und dazu ist noch die „richtige" Temperatur für die Eier des einen Weibchens nicht die „richtige" für die des anderen. —

Ehe ich weitergehe, eine allgemeine Bemerkung: Immer wieder kommt Schaxel darauf, dass alle seine Vorgänger nicht genug Einzelheiten im Verlauf des experimentell abgeänderten Geschehens beobachtet hätten. Alle wesentlichen Einzelheiten, kann ich da nur wiederholen, habe ich und haben auch Wilson, Morgan, Zeleny u. s. w. stets beobachtet. Ich sehe nicht, dass Schaxel hier irgendetwas „Wesentliches" hinzugefügt hätte, es sei denn bei *Clavellina*. Wenn es aber auf S. 188 gar heißt: „Die sich auf den äußeren Anschein eines Gemenges (sic!) von Objekten beschränkende

4) Anders ist es natürlich bei den mit ausgesprochener Beziehung auf die Morphogenesis angestellten zytologischen Untersuchungen von Wilson, Conklin u. s. w. Auch die Angaben Boveri's über den Pigmentring der Eier von *Strongylocentrotus* sind selbstredend von Bedeutung. Aber dieser Ring konnte doch wohl nur beschrieben werden, wo er vorhanden war; und er ist bei *Echinus* und *Sphaerechinus* nicht vorhanden.

und die Verfolgung von Einzelheiten vernachlässigende Forschung hat von ihr Unaufgelöstes für das unlösbare Rätsel des Lebens ausgegeben," so weiß ich wahrlich nicht, was ich zu dieser Rede vom „Gemenge von Objekten" sagen soll. Schaxel musste doch wahrlich wissen, dass ich jeweils jedes einzelne Objekt, ja jede einzelne Furchungszelle, wenn es sich um eine solche handelte, isoliert in ihrem Entwicklungslaufe beobachtet habe, was durchaus nicht ein besonders angenehmes, wennschon ein durchaus notwendiges Geschäft war. Und ganz genau ist stets von mir das umständliche Geschäft der Isolation geschildert worden. —

Bei einem gewissen Grade der Verdünnung des Seewassers treten an den Keimen der Echiniden Mikromeren schon „vorzeitig", d. h. im achtzelligen Stadium auf, ohne dass diese Abnormität die Entstehung normaler Larven verhindert[5]). Diese Versuche sind sehr leicht ausführbar. „Nur einmal" wurde, meint Schaxel (S. 136), von der Bildung normaler Plutei von mir berichtet. Das stimmt. Aber dieses „eine" Mal heißt es eben: „Eier, welche sich auf die beschriebene Weise gefurcht hatten, bildeten . . . durchaus normale Plutei." Warum sollte ich das mehr als einmal sagen, wo es sich um eine sehr einfache, jeden Tag mit Leichtigkeit wiederholbare Angelegenheit handelt?

### 2. Veränderung des Furchungstypus durch Druckwirkung und nachträgliche Verlagerung von Zellen.

Kommen die vorstehend genannten Versuche für mein eigentliches Theoriengebäude nicht wesentlich in Betracht, so ist die Bedeutung der Druck- und Verlagerungsversuche für meine theoretischen Folgerungen allerdings erheblich. Die Druckversuche[6]) freilich dienten vorwiegend Negativem, nämlich der Widerlegung der Weismann'schen Lehre von der differenzierenden Bedeutung der Kernteilung: trotz durchaus abnorm zueinander liegender Kerne ein normales Ergebnis.

Die Verlagerungsversuche (ohne Entnahme von Zellen) hatte ich anfangs[7]) in ihrer Bedeutung überschätzt. Später sah ich[8]), dass hier häufig eine rein physikalische Regulation schon während der weiteren Furchung einsetzte, welche das ursprüngliche Verlagerungsergebnis ohne weiteres rückgängig machte. Für gewisse Fälle freilich blieb die Bedeutung des Versuches bestehen: Verlagert gebliebene Mikromeren allerdings konnten sich nicht dem „Ganzen" einfügen: ihre Verlagerung führt zu partiellen Verdoppelungen der Organbildung. Aber die Masse der Makromeren

5) Mitteil. Zool. Station Neapel 11, 1893, S. 226ff.
6) Zeitschr. wiss. Zool. 55, 1892, S. 17ff.; Anat. Anz. 8, S. 348.
7) Arch. Entw.-Mech. 4, 1896, S. 112ff.
8) Ebenda 14, 1902, S. 517ff.

konnte vollkommen zu zwei durchaus voneinander getrennten Haufen verlagert sein, ohne dass dadurch eine normale Endbildung verhindert ward.

Eben diese letzte Versuchsgruppe stellt Schaxel nun durchaus unzutreffend dar, obwohl gerade ihr einige Experimentaluntersuchungen von ganz besonderer Sorgfalt von mir gewidmet worden sind. Hier löst in Schaxel's Darstellung immer eine Unrichtigkeit die andere ab (S. 139f.):

„Stillschweigend" soll ich die Notwendigkeit „der sogenannten Mikromeren" für die Entwicklung zugeben.

Ich hatte aber in einer besonderen Untersuchung[9]) gezeigt, dass sie nicht notwendig sind. Nur dass, wenn sie alle vorhanden sind, aber in zwei voneinander gesonderten Haufen daliegen, auch zwei Därme entstehen, habe ich später gesagt.

Und weiter: Das Ergebnis des wichtigen Versuches, in dem die Zellen des Mikromerenpols beieinander geblieben, die Makromeren aber völlig, und zwar, wie mit ganz besonderer Sorgfalt festgestellt ward, irregulabel voneinander getrennt waren, und doch ein normaler Pluteus resultierte, referiert Schaxel in folgender Form:

Driesch sagt nun: „Es sind also in den letztgeschilderten Versuchen die Elemente mit einziger Ausnahme des beieinander gebliebenen Mikromerenpols (und der Makromerengruppe! Schx.) wirklich in ganz durchgreifender Weise definitiv verlagert worden, ohne dass die Bildung eines normalen Produktes irgendwie gestört worden wäre."

Durch den Zusatz „und der Makromerengruppe!" glaubte Schaxel meine zusammenfassende Darstellung zu berichtigen und dadurch in ihrer Bedeutung aufzuheben. Er sieht aber nicht, dass der Zusatz falsch ist: der mit besonderer Sorgfalt festgestellte Sachverhalt[10]) war ja gerade, dass die Makromerenverlagerung „definitiv" blieb! Diese Versuchsart hat also Schaxel geradezu gänzlich unrichtig aufgefasst. In diesen Fällen gab es eben keine nachträglichen physikalisch-regulatorischen Verlagerungen im weiteren Furchungsverlauf.

**3. Versuche mit isolierten Blastomeren und Blastomerenkomplexen.**

Wir kommen zum Wichtigsten und — seltsam — gerade hier hat nun Schaxel nicht, wie vorher, (ungerechtfertigte) Angriffe gegen den von mir[11]) aufgedeckten eigentlichen Tatbestand

9) Mitt. Station Neapel 11, 1893, S. 234.

10) Arch. Entw.-Mech. 14, S. 520—522.

11) Zeitschr. f. wiss. Zool. 53, 1891, S. 160; ebenda 55, 1892, S. 3; Mitt. Stat. Neapel 11, 1893, S. 232; Arch. Entw.-Mech. 2, 1895, S. 169; 4, 1896, S. 104; 10, 1900, S. 361; 14, 1902, S. 500; 17, 1903, S. 41; 20, 1905, S. 1; 21, 1906, S. 756; 26, 1908, S. 130 und S. 146.

beizubringen, hier kommt er im Grunde schon nur mit Deutungen, mit sehr seltsamen Deutungen freilich, die den unbefangenen Leser wohl zu der Äußerung veranlassen werden: Was will er denn eigentlich? Er redet ja doch immer selbst, nur ohne Verwendung des Wortes, von „harmonisch-äquipotentiellen Systemen"!

Sachlich ist hier eigentlich nur ein Punkt zu berichtigen — wenn ich von dem immer wiederkehrenden, gänzlich ungerechtfertigten Vorwurf, dass ich die „bewirkenden Geschehensweisen" nicht genügend berücksichtigt hätte, ein für allemal absehe. Schaxel hat nämlich eine, wie ich glaube, wichtige Arbeit von mir[12]) übersehen. Ich habe an dem, was ich „unharmonisch zusammengesetzte Keime" nenne, nicht, wie er meint, „nur festgestellt, wie viel Mesenchym jeweils gebildet wird" (S. 150); das war in einer früheren Arbeit[13]) geschehen. Ich habe mir vielmehr auch die Aufzucht von Pluteis aus unharmonisch zusammengesetzten Keimen ganz besonders angelegen sein lassen, und zwar mit dem Ergebnis, dass bei jedem beliebigen Zahlenverhältnis zwischen Mikro-, Meso- und Makromeren die Bildung normaler Plutei möglich ist. Auch hier werden selbstverständlich die einzelnen Keime isoliert aufgezogen und auf jedem Stadium beobachtet.

Nun aber das Seltsame:

Schaxel greift keine einzige meiner Angaben über die Ganzentwicklung isolierter Blastomeren und Blastomerengruppen an, findet, wo er nachuntersucht hat, ganz dasselbe wie ich, behauptet aber, dass das „harmonisch-äquipotentielle System" nicht existiere!

Nun war das Wort „harmonisch-äquipotentielles System" meinerseits ein kurzer terminologischer Ausdruck für einen gefundenen Sachverhalt[14]); gar keine „Theorie" liegt in dem Sachverhalt; Theorie entsteht erst durch seine denk-analytische Verarbeitung.

12) Arch. Entw.-Mech. 26, 1908, S. 146.

13) Arch. Entw.-Mech. 19, 1905, S. 658.

14) Schaxel verwendet (S. 128ff.) das Wort „äquifinale Regulationen" in einem weiteren Sinne als ich (Arch. Entw.-Mech. 14, 1902, S. 278 und Philos. d. Org. I [1909], S. 160). Wenn von demselben willkürlich gesetzten atypischen Ausgangspunkt aus dasselbe Ergebnis auf verschiedenen Wegen, selbstredend bei verschiedenen Individuen, erreicht wird, hatte ich von äquifinalen Regulationen geredet. Schaxel meinte in meinem Sinne von einer äquifinalen Regulation reden zu können, wenn aus atypischem Ausgange überhaupt ein typisches Resultat sich ergibt. In solchem Falle sage ich einfach „Regulation", insonderheit „Formregulation"; doch Schaxel's Gebrauch des zusammengesetzten Ausdrucks ist hier nicht missleitend. Falsch ist es aber, wenn er, angeblich in meinem Sinne, sagt (S. 131): „Wo äquifinale Regulationen vorkommen, da differenzieren sich harmonisch-äquipotentielle Systeme." Das Problem der Äquifinalität in meinem Sinne hat nämlich an und für sich mit dem der harmonischen Äquipotentialität nichts zu tun.

Sollte Schaxel nicht, wenn er das Dasein harmonisch-äquipotentieller Systeme bestreitet, den durch dieses Wort bezeichneten Sachverhalt aber selbst als zu Recht bestehend nachgewiesen hat, sollte er nicht uneingestandene „Theorien" von vornherein an die empirischen Ergebnisse heran- und in sie hineingetragen haben?

Eine Äußerung auf S. 156 gibt uns, so scheint mir, den Schlüssel zu diesem seltsamen Verhältnis: „Es müssen (sic!) sich", heißt es da, „also die isolierten Blastomeren unter sich gleich und wie das Ei verhalten, d. h. die von dem Ei ihren Ausgang nehmenden Bildungen einleiten." Und ganz ähnlich wird dann zwei Seiten weiter auch die harmonische Ganzentwicklung isolierter Blastomerengruppen der späteren Furchungsstadien für ganz ohne weiteres verständlich erklärt, und ebenfalls, auf S. 161, die Entwicklung von Blastulafragmenten zu verkleinertem Ganzen.

Schaxel gibt hier also, um das noch einmal besonders hervorzuheben, alles Tatsächliche, so wie es von mir aufgefunden wurde, zu.

Aber er sieht nicht das ungeheuer Merkwürdige des Sachverhaltes!

„Die hier bei der Holoplastie wirksamen Faktoren sind lediglich die der typischen Entwicklung", heißt es S. 164. Das freilich habe ich nun auch gesagt und in meinem Begriff der primären Regulation[15]), d. h. der den in Frage kommenden Faktorenkomplex als solchen durchsetzenden Regulabilität, zum Ausdruck gebracht. Ich aber sage dann weiter: eben dieses seltsame Phänomen primärer Regulation kann nicht maschinell gedacht werden. Schaxel aber sagt, es handle sich nicht um „das Werk zielstrebiger Regulationen" (S. 164); typische Ausgangspunkte, die zu Typischem führen, seien vielmehr trotz der Experimentaloperation typisch geblieben. —

Hier eine zurechtweisende Zwischenbemerkung: Ich soll, nach Schaxel (S. 165) „endgültige Atypien" gar nicht „erwähnt" haben; ich hätte sie wohl, meint er, wo sie mir untergelaufen seien, für „misslungene Versuche" angesehen. Diese Bemerkung nimmt sich seltsam aus angesichts der großen tabellarischen Übersichten, die ich bei so vielen Gelegenheiten über typische und atypische Endresultate in ihrem gegenseitigen Zahlenverhältnis veröffentlicht habe[16]). —

Kehren wir zur Hauptlinie unserer Gedanken zurück, so dürfen wir also sagen, dass Schaxel im Tatsächlichen durchaus mit uns

15) Arch. Entw.-Mech. 3, 1896, S. 377; Philos. d. Org. I, S. 111.

16) Z. B. Entw.-Mech. 10, 1900, S. 370ff.; 17, 1903, S. 44. Ferner die gesamten Arbeiten: Arch. Entw.-Mech. 4, 1896, S. 247; 21, 1906, S. 756; 26, 1908, S. 130.

übereinstimmt, dass er aber das eigentlich Wesentliche und ungeheuer Merkwürdige des von ihm als tatsächlich zugegebenen Sachverhaltes deshalb nicht sieht, weil er ihm gar zu selbstverständlich scheint. Er selbst findet „harmonisch-äquipotentielle Systeme", d. h. er findet denjenigen Sachverhalt, den ich mit diesem Worte terminologisch festgelegt habe. Aber er sagt: „Die Versuche über die Entwicklung isolierter Keimteile bei Echinodermen geben durch ihre Resultate keinen Anlass. die Furchung[17]) als eine Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme zu betrachten" (S. 167).

Wie ist das möglich? Dadurch ist es möglich, dass Schaxel ihm selbst unbewusste theoretische Deutungen von vornherein in die Beurteilung der Sachverhalte hineinbringt. Das soll im Schlussabschnitt erörtert werden[18]).

### 4. Versuch an *Clavellina*.

Auch die Ergebnisse meiner Arbeiten am Kiemenkorb der *Clavellina*[19]) gibt Schaxel in ihren wesentlichen Ergebnissen zu, nur dass er freilich den für das theoretische Resultat bedeutungsvollsten Versuch, die Aufzucht kleiner Ganzbildungen aus beliebigen Bruchstücken des Kiemenkorbes, nicht ausführte.

Eine wesentliche und gute Ergänzung zu meinen Befunden liefert er nach der histologischen Seite: Er zeigt mit hoher Wahrscheinlichkeit, dass rückgebildete Zellen total zerstört werden und dass alle Wiederauffrischung von indifferenten Reservezellen ausgeht. Die Differenzierungsvorgänge sind also nicht in dem Sinne „reversibel", wie J. Loeb[20]) und ich uns das gedacht hatten.

Aber — ist darum nun der seine wunderbaren Restitutionen leistende Kiemenkorb der *Clavellina* kein harmonisch-äquipotentielles System, oder vielmehr, ein System dreier solcher Systeme? Ich meine die Gesamtheit der Reservezellen stelle denn doch, in jedem der drei Keimblätter für sich, mit außerordentlicher Deutlichkeit jeweils ein solches System dar, und zwar nach Schaxel's eigenen Befunden. Er beruhigt sich dabei (S. 279), dass die indifferenten Zellen „eine völlig typische Knospenanlage aus drei in sich indifferenten Zellschichten bilden, die in durchaus typischer Entwicklung eine neue *Clavellina* bilden."

---

17) Der Ausdruck ist hier ungenau; statt „die Furchung" müsste es heißen: „die Entwicklung des abgefurchten Keimes".

18) Was Einheitsbildungen aus zwei Eiern anlangt, so ist der Sachverhalt durch meine Untersuchung von 1909 (Arch. Entw.-Mech. 30, 1, 1910, S. 8), sowie durch die Arbeiten von Bierens de Haan (Arch. Entw.-Mech. 36 u. 37, 1913) und Goldfarb (Biol. Bull. 24, 1913) wohl endgültig geklärt. Auch hier gibt Schaxel den Sachverhalt zu (S. 184), hält ihn aber für selbstverständlich.

19) Arch. Entw.-Mech. 14, 1902, S. 247.

20) Amer. Journ. Physiol. 4, 1901, S. 458.

Ist denn das so selbstverständlich? Und sind da keine harmonisch-äquipotentiellen Systeme am Werk?

Schaxel hat die Ergebnisse seiner *Clavellina*-Untersuchungen schon auf der Zoologenversammlung[21]) in Freiburg i. B. (1914) vorgetragen[22]). Sowohl Herbst wie Spemann haben sofort das Verfehlte seiner Schlussfolgerungen erkannt. Man vergleiche S. 145 des Berichtes:

„Herr Prof. Herbst bestreitet, dass die vom Vortragenden mitgeteilten Tatsachen die Existenz harmonisch-äquipotentieller Systeme bei Tunicaten und Echinodermen irgendwie in Frage stellen.

Herr Prof. Spemann: Herr Schaxel verwechselt nach meiner Ansicht den Begriff resp. das Problem des harmonisch-äquipotentiellen Systems mit den Schlussfolgerungen, die Driesch daran knüpft. Man kann die letzteren ablehnen und doch in dem ersteren ein Grundproblem der Entwicklungsphysiologie erblicken."

### 5. Fragen der Deutung.

Also: „Es gibt", nach Schaxel, „keine ‚Harmonie des Ganzen', sondern nur ‚eine Resultante der Einzelereignisse' (S. 189) in der Ontogenese." „Die dem angeblichen Nachweis der Lebensautonomie zugrunde gelegten Erscheinungen kommen in der Natur überhaupt nicht vor" (sic! S. 195). Am besten werden daher meine zur Bewältigung eines Pseudoproblems eingeführten Termini „aus der Wissenschaft ausgemerzt" (ebenda). Und nochmals (S. 200): „Freilich konnten wir zeigen, dass die von Driesch angenommene (!) Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme nicht vorkommt."

Wie ist es verständlich, dass solche Sätze im besten Glauben hingeschrieben wurden von einem Experimentator, dem selbst harmonisch-äquipotentielle Systeme auf Schritt und Tritt begegnet sind?

Hier muss ein grundsätzliches Missverstehen obwalten.

Und ich meine, so ist es auch: Schaxel verwechselt bloße klasseninduktive Begriffsbildung[23]) mit theoretischen Hypo-

21) Verh. Deutsch. Zool. Ges. 24. Versammlung, 1914, S. 122.

22) Er meint (S. 143 des Berichtes), ich werde jetzt wohl nicht mehr von einem, sondern von drei harmonischen Systemen bezüglich der *Clavellina* reden, wodurch mein „bevorzugtes Paradigma" zwar „an Großartigkeit" verliere. Hierzu vergleiche man, abgesehen von allen möglichen anderen Stellen, Arch. Entw.-Mech. 14, 1902, S. 233f., wo es heißt, dass wir bei den Ascidienversuchen „wohl drei oder doch mindestens zwei" harmonisch-äquipotentielle Systeme" je von gesonderter, beschränkter prospektiver Potenz" vor uns haben. In der Philos. d. Organ. I (S. 157) aber ist sogar das besondere neue Problem scharf hervorgehoben worden, welches sich aus dem Zusammenarbeiten mehrerer harmonischer Systeme bei *Tubularia*, *Clavellina* u. s. w. ergibt (Problem der Reziprozität der Harmonie). Etwas Neues sagt mir Schaxel also auch hier nicht.

23) Vgl. meinen Aufsatz Zur Lehre von der Induktion in Sitz.-Ber. Heidelberg. Akad. Wiss. Phil.-Klasse 1915.

thesen; und er tut das, weil seine eigene Begriffsbildung, ihm unbewusst, von vornherein durch ganz bestimmte theoretische Postulate gelenkt wird.

Wir sehen aber auf S. 77[24]) des Buches von Schaxel den Urgrund alles künftigen Irrtums deutlich vor uns: „Das Ei von *Asterias* stellt die Determination des 2-Stadiums, das 2-Stadium die Determination des 4-Stadiums u. s. f., die zu der Teilung in radialer Sonderungsrichtung sich anschickenden Analzelle[25]) der kleinzelligen Blastula mit ihresgleichen zusammen die Determination der Gastrulation dar.“ Schon Rhumbler, den Schaxel auch zitiert, hat bekanntlich einmal den gleichen Gedanken geäußert: „Man sollte von dem befruchteten Ei nicht sagen, dass es das spätere Individuum hervorbringe, sondern sollte die Befähigung des Eies nicht weiter abstecken als die persönliche Existenz der Eizelle dauert, also bis zur ersten Teilung des Eies[26]).“

Wenn die Sätze von Schaxel und Rhumbler inhaltlich richtig wären, wären alle ontogenetischen Theorien von Leibniz und Bonnet bis zu Weismann, Roux und mir selbst überflüssige, weil auf falscher Fragestellung ruhende Versuche.

Jene Sätze sind aber nicht richtig:

Wenn ich aus einer Flinte das eine Mal eine Holzkugel abschieße und das andere Mal eine explosive Patrone, so geschieht beide Male etwas vollkommen Verschiedenes als Endergebnis. Und nach dem Vorbereitetsein dieser Endergebnisse zu fragen, hat einen ganz klaren Sinn, obwohl die ersten Ergebnisse im Verlauf des Geschehens beide Male dieselben, nämlich „Flug eines schweren Körpers“ sind.

Ganz ebenso im Falle der Ontogenesis. Wer hier nach dem Vorbereitetsein der nicht durchaus unmittelbaren Ergebnisse nicht fragt, der übersieht eine naturlogisch bedingte Frage, welche er hätte stellen müssen.

Wird aber die unbedingt notwendige Frage gestellt, so kann sie nur in Form der Doppelfrage „maschinelle oder vitalistische Vorbereitung?“ gestellt werden. Und sie muss, weil es nun einmal harmonisch-äquipotentielle Systeme als Sachbefund nach dem übereinstimmenden Urteil aller Forscher, die sich mit dem Gegen-

24) Ähnlich S. 201, 207.

25) So im Text; es soll wohl entweder „anschickende“ oder „Analzellen“ heißen.

26) Arch. Protistenkunde 1, 1902, S. 280. Wie unzutreffend Rhumbler's Auffassung ist, habe ich bereits gleich nach ihrer Veröffentlichung dargetan (Ergebn. d. Anat. u. Entw. 11, 1902, S. 828 f.); und ich habe auch gesagt, dass Rhumbler durch die Bemerkung, vom Froschei würden nun freilich Froschblastomeren hervorgebracht, im Grunde doch das Wesentliche an seinem Gedanken (wie wir meinen: mit Recht) selbst zurücknimmt.

stand befasst haben, Schaxel wider seinen Willen inbegrifffen, gibt, im Sinne vitalistischer Vorbereitung entschieden werden. Jedenfalls hat noch niemand, auch Julius Schultz[27]) nicht, die Denkbarkeit einer Maschine, welche harmonisch-äquipotentielle Differenzierung leisten könnte, auch nur in den allerunbestimmtesten Zügen zu zeigen vermocht.

Schaxel hält hier alles, sozusagen, für selbstverständlich: „In der Selbstbestimmung eines jeden Aktes der sukzessiven Determination der Furchung greift die Gesamtheit mitbestimmend ein. Diese beständige Wirkung aller Teile aufeinander lässt es verstehen (!), dass die Resultante der Teilgeschehen als „harmonisches" Gesamtgeschehen erscheint, obwohl keine im Sinne des Ganzen die Teile ordnenden, oder einem vorbestimmten Endziele zustrebenden Kräfte am Werke sind" (S. 107).

Sagen kann man das; aber kann man es nachweisen? Kann man, insonderheit, irgendwie auf maschineller Basis begreiflich machen, dass Zellensysteme auch in beliebigen, und zwar nach Größe und nach Herkunft aus dem Originalsystem beliebigen, Bruchstücken, das harmonische Ganze leisten? Es handelt sich ja doch eben um ein Zusammenarbeiten vieler Einzelner auf Grund von „Vermögen", die für jedes Einzelne gleich sind.

Und den Begriff des Vermögens brauchen wir hier eben aus ganz zwingenden naturlogischen Gründen, trotz Rhumbler und Schaxel. Seine, des Vermögenbegriffs, Zergliederung ist es, die hier dann weiter, und zwar, wie wir nach wie vor für erwiesen halten, zwingend zum Vitalismus führt.

---

## Art, Reine Linie, Isogene Einheit.

### II.

Von **Ernst Lehmann.**

In dieser Zeitschrift bringt Lotsy (1914, S. 614—618) einige Einwendungen gegen meine Darlegungen unter gleichem Titel (1914, S. 285—294) vor, auf welche ich hier nochmals eingehen muss, damit keine Unklarheiten bestehen bleiben. Die wesentlichen Einwände sind die folgenden:

1. Ich hatte S. 286 gesagt: „Reine Linien können ja noch hochgradig heterozygotisch sein. S. 287. Die Reine Linie ist keine Einheit des Systems . . . jedenfalls sicher nicht in der Bedeutung, welche dem Begriffe heute ganz allgemein beigelegt wird. Aber auch in der Praxis sollten wir uns heute häufig noch viel klarer über die ‚Reinheit unserer reinen Linien' sein."

27) Die Maschinentheorie des Lebens, Göttingen 1909.

Dagegen sagt Lotsy: „Nun definiert aber Johannsen: ‚Eine ‚reine Linie' ist der Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen absolut selbstbefruchtenden homozygotischen Individuum abstammen.' Es ist also eine contradictio in terminis, wenn Lehmann S. 286 sagt: ‚reine Linien können hochgradig heterozygotisch sein.' Heterozygotisch kann aber keine reine Linie sein; sobald man in einer vermeintlichen reinen Linie Heterozygotismus nachweist, zeigt sich, dass man sich getäuscht hatte, als man die betreffende Kultur für eine reine Linie hielt."

Dabei hat Lotsy recht. Ich habe, wie hie und da vorher auch Lotsy, und wie außer uns sehr viele andere Autoren nicht scharf genug zwischen der Theorie der reinen Linie und der praktischen Anwendung geschieden. Reine Linien, wie sie heute als solche angewendet werden, sind sicher in sehr vielen Fällen heterozygotisch. Reine Linien, wie sie von Johannsen definiert werden, sind sicher nicht mehr heterozygotisch.

2. Lotsy (S. 616): „Der Ausdruck isogene Einheit ist nicht unzweideutig, denn auch zwei oder mehr heterozygote Individuen können aus denselben Genen bestehen und wären dann, trotzdem sie heterozygot sind, isogen." Dagegen möchte ich bemerken, dass zwei oder mehrere heterozygote Individuen wohl untereinander isogen sein können, doch sind sie keine Einheit im Sinne der Genetik, da sie ja bei Selbstbefruchtung verschiedenes ergeben. Oder mit anderen Worten: Jede isogene Gesamtheit entspricht einem Biotypus; eine heterozygotische Gesamtheit aber ist kein einheitlicher Biotypus im Sinne der Genetik, eine homozygotische Gesamtheit ist dies. Mir erschiene isogenhomozygotische Einheit ein Pleonasmus, doch hätte ich gegen die Anwendung dieses Ausdrucks, wenn er wirklich weiter zur Klärung beitrüge, nichts. Meiner Ansicht nach genügt unter obiger Charakterisierung aber: Isogene Einheit.

3. Ich hatte S. 285 gesagt: „Nach Lotsy's Auffassung sei jede reine Linie als Art zu betrachten." demgegenüber betont Lotsy jetzt auf S. 614, „soweit ich weiß, habe ich in meinen diesbezüglichen Publikationen nie von einer ‚reinen Linie' als Art gesprochen". Es ist zwecklos hierüber zu diskutieren, da Lotsy in seiner jetzigen Entgegnung sagt: „Also ist zwar jede reine Linie eine Art, aber sind keineswegs alle Arten reine Linien." Jetzt also ist kein Zweifel mehr, nach Lotsy ist jede reine Linie eine Art. Nun ist aber eins sicher ausgeschlossen: Nämlich dass wir Art das eine Mal für reine Linie und das andere Mal für isogene Einheit, also die Gesamtheit des Isogenhomozygotischen anwenden. Das will Lotsy indessen, wenn er einmal sagt: Jede reine Linie ist eine Art und dann: Der Ausdruck Art gilt, meiner Ansicht nach, für

die Gesamtheit aller homozygotischen Individuen gleicher genetischer Konstitution.

Reine Linie und isogene Einheit sind aber etwas so grundverschiedenes, dass niemals auf Beides die gleiche Bezeichnung, sei es nun Art oder etwas anderes, angewandt werden könnte. Eine reine Linie im theoretischen Sinne geht bei ihrer Entstehung stets auf ein einzelnes Individuum homozygotischer Natur zurück. Eine isogene Einheit kann auf ein einzelnes homozygotisches Individuum zurückgehen, braucht es aber durchaus nicht. Ich habe S. 289/90 auseinandergesetzt, dass die isogene Einheit sich von verschiedenen Arten herleiten kann. Ich muss zur weiteren Klärung jetzt noch auf einen anderen Weg zur Bildung isogener Einheiten, der nicht in einer reinen Linie statthat, eingehen. Bleiben wir bei unserem auf S. 290 dargelegten Beispiel einer auf dem Wege der Kreuzung zustande gekommenen Homozygote

BB SS EE HH VV ff.

Stellen wir uns nun vor, es wären bei einer Kreuzung 6 solche Homozygoten entstanden. Wir nennen sie:

A B C D E F.

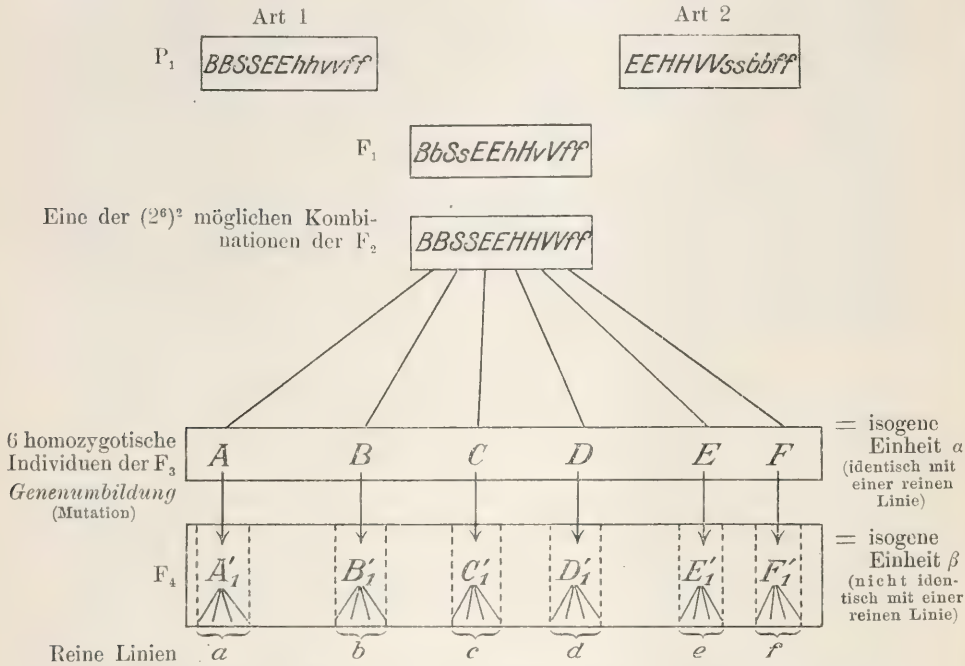
Nehmen wir nun weiter die Voraussetzung hinzu, auf diese 6 Homozygoten wirkten gleichmäßig innere oder äußere Bedingungen ein, die sie veranlassten, in gleicher Weise zu mutieren und ca. 10 so mutierte Nachkommen hervorzubringen, so erhielten wir

| A | B | C | D | E | F |
|---|---|---|---|---|---|
| ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ |
| $A'_{1-10}$ | $B'_{1-10}$ | $C'_{1-10}$ | $D'_{1-10}$ | $E'_{1-10}$ | $F'_{1-10}$. |

Alle die 6·10 Neubildungen wären gleich, sie gehörten wieder derselben neuen isogenen Einheit an, aber durchaus nicht derselben reinen Linie. Denn A', B', C' etc. gehen wohl ihrerseits auf je 1 homozygotisches Individuum zurück, alle zusammen aber auf 6 einzelne homozygotische Individuen, die ihrerseits wieder durch Bastardierung zweier verschiedener heterozygotischer Individuen entstanden wären. A', B' etc. wären dann wohl die Ausgangspunkte von einzelnen reinen Linien, diese reinen Linien aber wären ihrerseits Teile einer isogenen Einheit, welch letztere niemals auf eine reine Linie zurückzuführen wäre. Wir können das ungefähr folgendermaßen graphisch darstellen (s. S. 558):

Ganz dasselbe kommt übrigens auch durch Kombination zustande, wenn z. B. aus *Oenothera Lamarckiana* in Amerika, England, Amsterdam und Schweden getrennt isogene homozygotische Kombinanten hervorgehen, nehmen wir an, isogene *rubrinervis*-Homo-

zygoten. Die Nachkommen jeder solchen Kombinante bilden nun die Amsterdamer, Schwedische, Englische etc. reine Linie von *rubrinervis*, denn sie gehen ja auf je ein homozygotisches *rubrinervis*-Individuum zurück; da die einzelnen reinen Linien untereinander aber isogen sind, so bilden sie eine isogene Einheit.




Wir würden, wie hieraus klar hervorgeht, den Teil — die reine Linie (a—f) — und das Ganze — die isogene Einheit ($\beta$) (oder A' + B' + C' etc.) mit demselben Namen benennen; das aber ist ausgeschlossen, wie jede einfache Überlegung sagt. Wir können also keinesfalls den Ausdruck Art auf reine Linie **und** isogene Einheit übertragen, wenn anders er eindeutig bleiben soll.

4. Auf S. 292 hatte ich gesagt: „Wir werden also unsere Auffassung von dem Artbegriff in der Weise modifizieren müssen, dass derselbe strukturell und nicht mehr genetisch zu begrenzen ist.“ Weiter hatte ich auf S. 291 hervorgehoben: „So lange wir aber für den Artbegriff das verwandtschaftliche oder genetische Moment fordern . . ., ist es durchaus unmöglich, den Ausdruck Art auf die isogene Einheit zu übertragen. Brächten wir das genetische Moment in die Begrenzung dieser Arten hinein, so würde ein und dieselbe isogene Einheit trotz genotypischer Übereinstimmung und Homozygotie oftmals auf mehrere Arten verteilt werden müssen. Das aber ist unmöglich.“

Lotsy ist anderer Ansicht. Er sagt: „Sobald ich experimentell nachgewiesen habe, dass die Art A aus der Kreuzung der Arten B und C hervorgegangen ist, habe ich doch die Genese der Art A festgestellt. Wird nun später festgestellt, dass die Art A auch aus der Kreuzung der Arten D und E hervorgehen kann, so wird gezeigt, dass sie biphyletisch entstehen kann; das ist aber doch auch noch ‚genetisch'." Wie stimmt dies zu der auf S. 289 von mir zitierten Stelle aus Lotsy's Briefe: „Dass die zu einer solchen Art zusammengefassten Sippen wirklich nahe verwandt sind, ist eine bloße Annahme, die bisweilen zutreffen wird, bisweilen auch gar nicht. Ich könnte eine solche Art zusammenstellen aus Individuen, welche zum Teil der Kreuzung *Antirrhinum majus* × *glutinosum*, zum Teil der Kreuzung *A. majus* × *semperrirens* entstammen. Wo bleibt denn die Berechtigung solcher Arten? Tut man denn nicht besser, statt des Ausdrucks Art, der doch Verwandtschaft angeben soll, lieber den neutralen Ausdruck Artgruppe zu verwenden, welcher nichts aussagt über die Verwandtschaft der zusammengefassten Sippen, sondern nur deren Ähnlichkeit betont?" Hier also betont doch Lotsy ausdrücklich, dass biphyletische Entstehung nichts über Verwandtschaft aussagt.

Der ganze Zwiespalt liegt in der doppelten Bedeutung des Wortes genetisch. Die Genese — die Entstehung der Sippe — lernen wir auch bei biphyletischer Entstehung kennen, über den Grad der Verwandtschaft können wir gar nichts aussagen. Denn dass zwei isogene Individuen näher verwandt sind, wenn sie von einem homozygotischen, als wenn sie von mehreren heterozygotischen Individuen abstammen, das wird niemand bezweifeln können. Danach aber schließen sich strukturelle und verwandtschaftliche Fassung des Artbegriffs aus.

5. Sollen wir nun trotzdem, wie Lotsy will, den Artbegriff auch in exakten Vererbungs- und Entwicklungsfragen beibehalten? Wenn wir diese Frage erörtern wollen, müssen wir uns erst klar werden: Sollen wir Art für reine Linie oder isogene Einheit akzeptieren? Die Antwort würde wieder darauf zurückkommen: Wollen wir das strukturelle oder das verwandtschaftliche Element in den Vordergrund stellen. Im letzten Falle hätten wir uns für Art = reine Linie zu entscheiden. Dann gäbe es jedoch viele verschiedene, aber isogen-homozygotische, also genotypisch gleiche Arten. Es gäbe zudem nur Arten bei Selbstbefruchtern. Im ersten und wohl einzig möglichen Falle würden wir sagen: Art = isogene Einheit. Ich möchte aber vor einer solchen Übertragung schlechthin durchaus warnen. Wir haben jetzt völlig klar herausgearbeitete Begriffe, 1. die reine Linie, 2. die isogene Einheit. Ist es wünschenswert, dieselben durch die Übertragung des alten, in ganz anderem Sinne geläufigen Ausdruckes Art wieder zu verwässern? Und dass bei

einer solchen Übertragung Missverständnisse vorkommen können, das wurde ja hier wohl genugsam dargelegt. Wenn Lotsy aber „den Ausdruck Art in seinem Sinne lieber beibehalten möchte, weil, wenn man für das ‚Isogenhomozygotische' eine neue Bezeichnung einführt, man den Eindruck erweckt, als hätten Linné'sche Arten irgendein Recht auf die Bezeichnung ‚Art'," so möchte ich hervorheben, dass es noch einen dritten Weg gibt, den Lotsy schon zur Hälfte beschritten hat. Man nenne die Linné'schen Arten auch nicht mehr Arten, sondern, wie Lotsy es schon in Kreuzung oder Mutation etc. (Zeitschr. f. ind. etc. **14**, 1915, S. 204) getan hat: Linnéon. Dann sind wir in jeder Hinsicht klar.

Ehe wir aber den Ausdruck Art, der uns gerade im Sinne von Lotsys Linnéon durchaus geläufig geworden ist, derart zum alten Eisen werfen, würde meiner Ansicht nach eine durchaus lohnende Aufgabe sein, die hier auszuführen für mich nicht in Frage kommen kann: Klarheit zu schaffen in sprachlicher und philosophisch-deduktiver Hinsicht über das „Wort" Art. Es wird sich dabei aber wohl zeigen, dass dieses viel gebrauchte Wort kaum jemals so scharf zu fassen ist, dass wir es zu unseren exakten Bezeichnungen brauchen können. Man werfe einen Blick in Grimm's Wörterbuch und man wird sich von der Mannigfaltigkeit der Bedeutungen des Wortes Art überzeugen. Unsere Begriffe in der Vererbungslehre aber müssen klar und eindeutig sein. Die Worte stehen im Dienste der Begriffe und sind nicht ihrer selbst wegen da — sprachlich ist alles Konvention —, bedienen wir uns also der Ausdrücke, die unseren heutigen auf der Genenlehre beruhenden Kenntniszustand am sichersten und eindeutigsten zur Geltung bringen und überlassen wir alle Worte ihrem alten Sinn. Ich glaube mich hierin durchaus einig mit Johannsen, wenn derselbe in dem Schlusswort zu seinen Elementen sagt: „Atavismus, Degeneration, Erbkraft . . . Spezies . . . und andere Ausdrücke der Erblichkeitslehre Darwin'scher Zeit sind jetzt in analytische Zersetzung getreten; . . . sie stehen in ähnlichem Verhältnis zu den sich jetzt in der Erblichkeitslehre entwickelnden neuen einfacheren und präziseren, dafür aber auch engeren Konzeptionen – Abspaltungen . . . Genotypus, Reine Linien, Klonen, Biotypen u. s. w. — wie etwa die populären stofflichen Begriffe des täglichen Lebens ‚Wurst', ‚Salat', ‚Tinte' u. dgl." Ich bin der Anschauung, dass sich Art = Spezies den älteren, isogene Einheit aber den heutigen Begriffen anschließt.

# Nachtrag zum Mendelismus bei Ameisen.

(219. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Valkenburg, Holland).

In zwei Arbeiten[1]) habe ich vor einiger Zeit zu zeigen versucht, dass manche der aus verschiedenen Rassen derselben Art gemischten Kolonien besonders innerhalb der *Formica rufa*-Gruppe, wahrscheinlich auf Mendel'scher Kreuzung beruhen und als Bastardkolonien zu deuten sind. Zugleich machte ich auf ähnliche Fälle gemischter Kolonien aufmerksam, die in der Ameisenliteratur verzeichnet sind und vielleicht eine analoge Erklärung zulassen. Der Hauptzweck jener Arbeiten war, das Interesse der Forscher auf das bisher fast gar nicht beachtete und schwer zugängliche Gebiet des Mendelismus bei den Ameisen zu lenken.

Anknüpfend an meine Beobachtungen über zwei aus *rufa* und *truncicola* gemischte Bastardkolonien, in denen eine Verschiebung der Arbeiterfärbung vom *truncicola*-Typus zum *rufa*-Typus hin sich zeigte (Nr. **208**, S. 118 und **209**, S. 95), sei auf eine merkwürdige Analogie mit gewissen Kreuzungsergebnissen bei der Honigbiene hingewiesen. Wenn eine italienische Königin von einer deutschen Drohne befruchtet wird, erscheinen im ersten Jahre unter den ♀♀ zahlreiche Mischlinge beider Färbungen, im zweiten fast nur italienische, im dritten ausschließlich italienische ♀♀, so dass hier eine Verschiebung der Erbqualitäten in mütterlicher Richtung stattzufinden scheint[2]). Allerdings obwaltet hier insofern ein wichtiger Unterschied, als bei der Honigbiene die aufeinanderfolgenden Arbeiterbruten von einer einzigen, einmal befruchteten Königin stammen, während es bei den Ameisen um verschiedene Arbeitergenerationen ($F_1$, $F_2$ etc.) sich handeln kann, da Inzucht im Neste nicht ausgeschlossen ist.

Ich gehe nun zu einigen brieflichen Mitteilungen von Fachkollegen über. Christian Ernst schrieb mir, er halte die Kreuzungshypothese für den richtigen Weg, um in das Chaos der Varietäten (*rufo-pratensis* etc.) innerhalb der *rufa*-Gruppe Licht zu bringen. Er fand ferner einmal in der Umgebung von Metz eine scheinbar reine *truncicola*-Kolonie, die im nächsten Jahre eine ganz veränderte Mischung zeigte, analog zu meinen Beobachtungen von 1889 und 1906. Nähere Mitteilungen behielt er sich für später vor.

1) Über Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung (Nr. 208) (Biolog. Centralblatt XXXV, 1915, Nr. 3, S. 113—127); Luxemburger Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung (Nr. 209) (Festschr. d. Vereins Luxemburger Naturfreunde 1915, S. 87—101).

2) Vgl. H. v. Buttel-Reepen, Leben und Wesen der Bienen, 1915, S. 42, sowie mein Referat über dasselbe in „Die Naturwissenschaften" 1915, Nr. 38, S. 486. Zur Erklärung dieser Erscheinung siehe auch Th. Boveri, Über die Entstehung der Eugster'schen Zwitterbienen (Arch. f. Entwicklungsmechanik XLI, 1915, 2. Heft), S. 279, Anm. 1.

C. Emery teilte mir mit, dass die Annahme Mendel'scher Mischungen für *Formica*-Arten wohl zutreffen möge, nicht aber für *Messor*. Denn in Italien fliegt nach seinen Beobachtungen *Messor structor* nie, die geflügelten Geschlechter erscheinen im Frühling und kopulieren im Neste. Dagegen erscheinen bei *Messor barbarus* var. *nigra* die Geflügelten erst im Spätsommer und fliegen zur Paarung aus. Somit scheine keine Kreuzungsmöglichkeit zwischen beiden Rassen vorhanden zu sein. Ich hatte übrigens selber (Nr. **208** S. 121) Zweifel darüber geäußert, ob die betreffenden Variationen bei *Messor* auf Hybridismus beruhen.

Auf einen wichtigen Punkt, den ich in meinen beiden Arbeiten nicht berührt habe, machte mich Hans Nachtsheim (Freiburg i. B.) aufmerksam, nämlich auf die Berücksichtigung der Dzierzon'schen Theorie. Wenn bei den Ameisen ebenso wie bei den Bienen die Männchen aus unbefruchteten Eiern sich entwickeln, so müssen die Ameisen in etwas anderer Weise mendeln als in normalen Fällen. Er erläutert dies sodann an dem Beispiele der in meiner Arbeit Nr. **208** unter 1 (S. 114ff.) beschriebenen *truncicola-pratensis*-Kolonie von 1910. Ich glaube, seine klaren Ausführungen hierüber wörtlich zitieren zu sollen:

„Nach Ihrer Ansicht handelt es sich hier um die Nachkommen aus einer Kreuzung zwischen einem *truncicola*-♂ und einem *pratensis*-♀. Es ist dann, wenn die *pratensis*-Färbung vollkommen dominant ist über die *truncicola*-Färbung, in der $F_1$-Generation das vollkommene Verschwinden der *truncicola*-Charaktere zu erwarten. Aber die phänotypisch untereinander gleichen Weibchen und Männchen der $F^1$-Generation müssen genotypisch sehr verschieden sein. Die Männchen sind ja aus unbefruchteten Eiern entstanden, besitzen also keinen Vater und können infolgedessen nicht wie die Weibchen latente *truncicola*-Charaktere besitzen, sie sind reine *pratensis*-♂♂. Wenn, wie Sie weiter annehmen, ein Männchen der $F_1$-Generation sich mit einem Weibchen der nämlichen Generation gepaart hat, so muss in der $F_2$-Generation die eingeschlechtliche Entstehung der Männchen zum Ausdruck kommen. Das folgende Schema möge die Vererbung in der Tochter- und Enkelgeneration illustrieren. **pr.** habe ich unterstrichen, weil die *pratensis*-Charaktere dominant sind:

P-Generation: **pr.** ♀ × tr. ♂

$F_1$-Generation: ♀♀ : **pr.** tr. ♂♂ : **pr.**

$F_2$-Generation: ♀♀ : $^1/_2$ **pr. pr.** $^1/_2$ **pr.** tr. ♂♂ : $^1/_2$ **pr.** $^1/_2$ tr.

In der $F_2$-Generation haben wir also, was die Weibchen anbetrifft, ein genotypisches Verhältnis von 1 : 1, d. h. dasselbe Verhältnis, das wir, wenn zweigeschlechtliche Fortpflanzung in beiden Geschlechtern erfolgt, bei Rückkreuzung der $F_1$-Generation mit einem der Eltern zu erwarten haben. Die Männchen der $F_2$-Generation sind in unserem Falle zur Hälfte reine pr.-♂♂, zur anderen Hälfte reine tr.-♂♂, vorausgesetzt natürlich, dass es sich um Monohybridismus handelt. Wenn mehrere selbständig mendelnde Merkmalpaare vorhanden sind, werden die Männchen nicht in allen Generationen so schön ‚rein' bleiben wie bei Monohybriden."

Ich stimme diesen Ausführungen Nachtsheim's zu. Es ist in der Tat unerlässlich, bei Anwendung der Mendel'schen Gesetze auf die Ameisen die wenigstens sehr wahrscheinliche Annahme in Rechnung zu ziehen, dass die Männchen regelmäßig aus unbefruchteten Eiern hervorgehen. Dann gestaltet sich die Analyse der erwähnten *truncicola-pratensis*-Kolonie für die $F_1$- und die $F_2$-Generation so, wie es Nachtsheim hier auseinandergesetzt hat, falls als Elterngeneration pr.-♀ × tr.-♂ angenommen wird, und diese Erklärung stimmt auch mit den tatsächlichen Befunden in jener Kolonie überein. Allerdings ist hier noch zwischen den eigentlichen Weibchen und den Arbeiterinnen zu unterscheiden. Erstere folgten in der $F_1$-Generation nur in der Färbung den *pratensis*-♀♀, in der Skulptur besaßen sie einen deutlichen, wahrscheinlich atavistischen Einschlag von *rufa* (Nr. **208**, S. 115). Bei den Arbeiterinnen dagegen ließ sich ein derartiger Einschlag nicht so deutlich erkennen, da dieselben wahrscheinlich zwei Generationen ($F_1$ und $F_2$) angehörten und bei den $F_1$-☿☿ der *rufa*-Einschlag nur in der Behaarung sich zeigen konnte. Da jedoch ein Teil der *pratensis*-farbigen ☿☿ spärlicher behaart war, wie sich bei der Nachuntersuchung herausstellte (Nr. **209**, S. 97—99 [11—13 Separ.]), könnten diese ☿☿ der $F_1$-Generation zugerechnet werden. In bezug auf die Prozentverhältnisse der Färbung der Arbeiterinnen in der Kolonie stimmt das Nachtsheim'sche Schema gut zu dem Befunde, dass auf 4 ☿☿ von *pratensis*-Färbung nur 1 von *truncicola* kam, indem sämtliche ☿☿ der $F_1$-Generation nur die *pratensis*-Färbung zeigen konnten, während in der $F_2$-Generation die *pratensis*- und die *truncicola*-Färbung zu gleichen Teilen vertreten sein mussten. Männchen wurden in jener Kolonie — und ebenso auch in den beiden später erwähnten *truncicola-rufa*-Kolonien — überhaupt nicht gefunden. Hieraus erklärt sich, weshalb ich an die Frage, ob die ♂♂ aus unbefruchteten Eiern stammten, bei meiner Analyse nicht dachte. Es sei ferner bemerkt, dass die Männchen der drei Rassen *rufa* L., *pratensis* Retzius und *truncicola* Nyl. viel schwerer zu unterscheiden sind als die Weibchen und die Arbeiterinnen; namentlich die ♂♂ von *rufa* und *pratensis* sind sich äußerst ähnlich, jene von

*truncicola* unterscheiden sich durch glänzendes Stirnfeld und stärkere Behaarung nur bei Untersuchung mit der Lupe.

Schließlich sei nochmals darauf aufmerksam gemacht, dass, wie ich in der Nachschrift zu Nr. 208 (S. 127) und in Nr. 209 hervorhob, in der obenerwähnten *truncicola-pratensis*-Kolonie wahrscheinlich nicht einfacher Monohybridismus vorlag, sondern ein kompliziertes Verhältnis von mehreren, selbständig mendelnden Merkmalspaaren.

Die Frage, ob bei den Ameisen die Männchen regelmäßig aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, lässt sich übrigens nicht so entscheidend beantworten wie bei den Bienen. Bei letzteren gibt die Ablage der betreffenden Eier in Drohnenzellen einen Anhaltspunkt dafür, dass sie ♂♂ liefern sollten; auf dieser Grundlage konnte dann ebenso wie bei den parthenogenetisch erzeugten Eiern die zytologische Untersuchung durch eine Reihe von Forschern einsetzen[3]). Bei den Ameisen fehlen uns derartige Anhaltspunkte, um in normalen Kolonien a priori die Eier, welche ♂♂ liefern, von jenen, die ☿☿ oder ♀♀ liefern, zu unterscheiden. Bei unseren *Formica*-Arten sind übrigens nach meinen Beobachtungen[4]) die durch Arbeiterinnen parthenogenetisch erzeugten Eier, aus denen nur ♂♂ sich entwickeln, durch bedeutendere Größe und mehr zylindrische Gestalt von jenen Eiern verschieden, aus denen ☿☿ erzogen werden. Zytologische Untersuchungen über parthenogenetische Eier von *F. sanguinea* liegen bereits vor von W. Schleip[5]), der in ihnen die haploide Chromosomenzahl fand (24 statt 48).

Durch zahlreiche Beobachtungen in Versuchsnestern ist von mir und anderen Ameisenforschern bereits längst nachgewiesen, dass insbesondere bei *Formica*-Arten die Parthenogenesis eine sehr häufige Erscheinung ist und stets nur Männchen liefert (nicht wie bei *Lasius* gelegentlich auch Arbeiterinnen). Dass auch in freier Natur in solchen *Formica*-Kolonien, welche ihre Königin verloren haben, noch mehrere Jahre lang durch die Arbeiterinnen auf parthenogenetischem Wege massenhaft Männchen erzeugt werden, habe ich an einer *pratensis*-Kolonie bei Luxemburg 1903—1905 beobachtet[6]). Wir dürfen daraus wohl mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, dass auch in den normalen Kolonien, welche eine oder mehrere Königinnen besitzen, die Männchen regelmäßig aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, obwohl der direkte Beweis hierfür noch aussteht.

3) Die Literatur siehe bei Nachtsheim, Cytolog. Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Arch. f. Zellforsch. XI, 2. Heft, 1913, S. 169—241).

4) Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles* (Nr. 205) (Zeitschr. f. wissensch. Zool. CXIV, 2. Heft, 1915, S. 233—402), II. Teil, B, 3. Kap.

5) Die Richtungskörperbildung im Ei von *Formica sanguinea* (Zool. Jahrb. Anat. XXVI, 1908, S. 651 - 682).

6) Zur Lebensweise von *Atemeles pratensoides* (Nr. 149) (Zeitsch. f. wissensch. Insektenbiol. 1906, Heft 1—2), namentlich S. 10—11; Neue Beiträge (Nr. 205), S. 333—334.

# Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts.

Von Richard Goldschmidt.

In zwei früheren Arbeiten[1]) hatte ich den merkwürdigen Gynandromorphismus beschrieben, der bei Kreuzung des europäischen und japanischen Schwammspinners (*Lymantria dispar*) auftritt und versucht, die Erscheinung im einzelnen zu analysieren und daraus Schlüsse auf das Geschlechtsproblem zu ziehen. Trotzdem die Hauptpunkte klar erschienen, waren noch manche Schwierigkeiten vorhanden, vor allem die, dass die gleiche Rassenkreuzung nicht immer dasselbe Resultat ergab, wenn Material verschiedenen Ursprungs verwendet wurde. Es konnte als feststehend betrachtet werden, dass das Hauptresultat, das Auftreten von Gynandromorphismus bei bestimmten Kreuzungen von Rassen, die in Reinzucht normale Sexualverhältnisse aufweisen, seine richtige Erklärung fand durch die Annahme einer quantitativ verschiedenartigen Beschaffenheit oder Potenz der männlichen Geschlechtsfaktoren. Verschiedene Dinge drängten nun die Vermutung auf, dass diese Potenz im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung variiere und so war es eine meiner Aufgaben gelegentlich eines Studienaufenthalts in Japan, die dortigen Lokalformen[2]) in den verschiedenartigsten Kreuzungen untereinander und mit verschiedenartigen europäischen Rassen zu analysieren. Diese Versuche sind zwar noch nicht abgeschlossen; ihre Resultate sind aber jetzt schon so interessant und rücken die definitive Lösung des ganzen Problems in so greifbare Nähe, dass sich eine kurze vorläufige Mitteilung über einen Teil des bisher Erreichten wohl lohnt.

Zunächst ein Wort über die Terminologie. Ich bezeichnete bisher die sexuellen Abnormitäten, die bei Kreuzung jener Rassen erzielt wurden, als Gynandromorphe. Es erweist sich aber jetzt als nötig, diese Bezeichnung aufzugeben, da sie ziemlich allgemein in einem ganz anderen Sinn gebraucht wird, nämlich dem von Individuen, die ein körperliches Mosaik aus den beiden Geschlechtern darstellen. In einem solchen Gynandromorphen ist — siehe etwa Boveris' kürzliche Analyse der Eugster'schen Zwitterbienen[3]) — ein gegebener Körperteil oder Zellgruppe entweder männlich oder

1) Goldschmidt, R. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Ztschr. indukt. Abstammungsl. VII. 1912. — Goldschmidt und Poppelbaum, H. desgl. II. Ibid. 11, 1914.

2) Die Existenz solcher Lokalformen konnte ich feststellen. Das Problem der geographischen Rassen dieses Falters bildet seit Jahren den Gegenstand meiner Hauptstudien. Die Resultate sind aber noch nicht reif zur Veröffentlichung.

3) Boveri, Th. Über die Entstehung der Eugster'schen Zwitterbienen, Roux' Archiv 41, 1915.

weiblich. Das ist aber bei meinen Schmetterlingen nicht der Fall; sie stellen vielmehr eine quantitativ bestimmte Zwischenstufe zwischen den beiden Geschlechtern dar. Wenn wir etwa ein Weibchen als 0 und ein Männchen als 100 bezeichnen würden, so stellt ein bestimmtes meiner gezüchteten Tiere die Stufe 3 oder 21 oder 75 etc. dar; also nicht ein Gemisch beider Geschlechter, sondern einen bestimmten Punkt zwischen den beiden Extremen weiblich — männlich. Ich glaubte früher, in einigen Charakteren ein Mosaik sehen zu sollen, so in den Flügeln, die auf bestimmten Stufen scharf umgrenzte Teile weiblicher oder männlicher Färbung erkennen lassen. Ich weiß jetzt, dass dies nur eine Konsequenz aus der Physiologie der Flügelfärbung ist. (Eine Tatsache, die in der ausführlichen Arbeit der Ausgangspunkt wichtiger theoretischer Erörterungen sein wird.) So erscheint es mir notwendig, für die hier behandelte Erscheinung eine andere Bezeichnung einzuführen. Ich werde in Zukunft die sexuellen Zwischenstufen als Intersexe bezeichnen und von männlichen oder weiblichen Intersexen reden, je nachdem es sich um Männchen auf dem Weg zur Weiblichkeit oder Weibchen auf dem Weg zur Männlichkeit handelt[4]); die Erscheinung selbst hieße dann Intersexualität.

Bevor ich über die neuen Versuche berichte, dürfte es gut sein, die verschiedenen mir bekannten Stufen der Intersexualität zu charakterisieren. Ich kenne nunmehr sämtliche Schritte, die von einem reinen Weibchen über die verschiedenartigen weiblichen Intersexe zu einem reinen Männchen führen; ferner die Stufen, die von einem Männchen über die männlichen Intersexe zum Weibchen führen, bis zu etwa $^3/_4$ des Wegs. Von beiden kann ich jetzt eine jede Stufe durch geeignete Bastardierung beliebig erzeugen. Weibliche Intersexualität beginnt mit einer ersten Stufe von Tieren mit mittelstarkgefiederten Antennen (das Männchen hat bekanntlich gefiederte Antennen), sonst ganz weiblichem Aussehen, vermindertem Eierschatz, aber voller Befruchtungsfähigkeit. In der nächsten Stufe erscheinen Flecke der braunen männlichen Färbung in steigender Ausdehnung auf den weißen weiblichen Flügeln. Die Instinkte sind noch rein weiblich, die Männchen werden angelockt und kopulieren. Die Gelege enthalten aber nur Afterwolle, keine Eier, obwohl der Leib damit angefüllt ist. Auf der nächsten Stufe sind ganze Abschnitte der Flügel männlich gefärbt mit weiblichen Keilen dazwischen, der Hinterleib wird schlanker, der Eierschatz geringer, die Instinkte sind nur noch schwach weiblich und die Männchen werden nur wenig angezogen. Eiablage findet nicht mehr statt.

4) Die Verschiedenheit dieser beiden Typen erfordert natürlich eine Erklärung, auf die hier nicht weiter eingegangen sei. Der Tatsache kommt eine spezielle entwicklungsphysiologische Bedeutung zu.

Dann breitet sich auf der nächsten Stufe das männliche Pigment über den ganzen Flügel, der Hinterleib wird fast männlich, enthält aber noch ein paar reife Eier, die Instinkte sind genau intermediär zwischen weiblichen und männlichen. Dann folgen schon sehr männchenähnliche Tiere, die aber noch an Instinkten und Abdomen die Weiblichkeit erkennen lassen und ihnen reihen sich die fast wie Männchen aussehenden „Weibchenmännchen" an, bei denen dann, wie ich früher beschrieb, alle Übergänge vom Ovar zum Hoden gefunden werden. Den Schluss bilden Männchen, die noch in kleinen Charakteren (Flügelschnitt) ihre weibliche Herkunft erkennen lassen.

Die Reihe der männlichen Intersexe beginnt mit Männchen, die ein paar weibliche Mosaikflecken auf den Flügeln zeigen. Diese vergrößern sich, werden zu großen Keilen und verdrängen allmählich die männliche Färbung bis auf ein wenig Pigment auf den Adern. Entsprechend ändert sich natürlich das Abdomen, das in meinem extremsten Fall etwa $^2/_3$ des weiblichen Umfangs erreicht (NB. ohne Eier zu enthalten!), ferner die Instinkte, die entsprechend weiblich werden, der Kopulationsapparat (der auch bei den weiblichen Intersexen jede Stufe von rein weiblich zu rein männlich aufweist) und die Geschlechtsdrüse, die, wie beim normalen Weibchen, paarig wird und vereinzelte Ureier enthält.

Noch ein weiterer Punkt muss hier erwähnt werden, da die Unkenntnis darüber wahrscheinlich einige Irrtümer in meiner früheren Arbeit bedingte. Es ist mir jetzt bekannt — die Einzelheiten bedürfen noch der weiteren Ausarbeitung — dass es japanische Rassen gibt, die auch im weiblichen Geschlecht einen Pigmentfaktor für Flügelfärbung besitzen, dessen Wirkung durch Kreuzung erhöht wird. So können Weibchen mit dunkeln Flügeln entstehen, die Intersexe vortäuschen, ohne es zu sein, ein Fehler, den ich wahrscheinlich früher mehrfach beging. Kombiniert sich diese Erscheinung nun mit schwacher Intersexualität, so werden hochgradige Intersexe vorgetäuscht, die trotzdem fruchtbar sind. Die weitere Aufklärung dieser Punkte, zu der wahrscheinlich eine Mutation wesentlich beitragen wird, die in den Zuchten meines Assistenten Dr. Seiler erschien, wird in mehrfacher Hinsicht wichtig sein.

Und nun zu den Zuchtresultaten, zunächst, soweit sie sich auf die weibliche Intersexualität beziehen. Es zeigte sich also, dass sowohl bei den europäischen wie bei den japanischen Formen Rassen existieren, denen eine ganz bestimmte, aber verschiedene Potenz der Geschlechtsfaktoren zukommt. Werden Formen gleicher oder ähnlicher Potenz bastardiert, so gibt es normale Nachkommenschaft. Werden Formen mit verschiedener Potenz der männlichen Faktoren gekreuzt, so entstehen, falls die Mutter der Rasse mit niederer Potenz angehört, weibliche Intersexe, deren Stufe von der be-

treffenden Potenzdifferenz abhängt. Die mir bekannten europäischen Rassen haben nun alle niedere Potenz dieser Faktoren; bei den japanischen Rassen gibt es aber die verschiedensten Stufen von niederer bis zu sehr hoher Potenz. Wenn ich also irgendein europäisches Weibchen mit einem japanischen Männchen niederpotenzierter Rassen (das sind die Rassen K, Fu, M, H meiner Zuchten) kreuze, so entstehen nur normale Weibchen. Das gleiche trifft natürlich für die Kreuzung dieser Europäer oder Japaner inter se zu. Dagegen müssen nun alle Europäerweibchen und ebenso die der niederpotenzierten Japanerrassen gekreuzt mit Männchen der hochpotenzierten Japaner (nämlich G, O, H) weibliche Intersexe liefern, deren Stufe der Intersexualität von beiden zur Kreuzung benutzten Rassen abhängt. Im einzelnen sind die Resultate folgende:

1. Alle denkbaren Kreuzungen zwischen den „schwachen" Europäern S und F und den schwachen Japanern K, Fu, M, H sowie innerhalb dieser Gruppen liefern in $F_1$ ausschließlich normale Weibchen.

2. Werden Männchen der mittelstarken Japanerrasse G zur Kreuzung verwandt, so liefern sie mit Weibchen der sehr schwachen Europäerrasse F hochgradige Intersexe, fast an die „Männchenweibchen" heranreichend. Dieselben Männchen aber ergeben mit der etwas weniger schwachen Europäerform S mittelgradige weibliche Intersexe; sodann gekreuzt mit der wieder etwas weniger schwachen Japanerrasse H schwache Intersexualität und endlich mit der noch etwas weniger schwachen Japanerform Ku nur die erste Stufe weiblicher Intersexe. Es braucht wohl nicht hinzugefügt zu werden, dass die Intersexualität sämtliche Weibchen betrifft.

3. Eine etwas stärkere Japanerrasse als G würde bei den gleichen Kreuzungen mit den schwächsten Europäern nur „Männchenweibchen", also höchste Intersexualität ergeben. Diese Kreuzung wurde schon früher veröffentlicht.

4. Wenn zu den Kreuzungen die Männchen der höchstpotenzierten Japanerrassen A und O (zwischen denen auch ein kleiner, hier vernachlässigter Unterschied besteht) verwandt werden, so sind in $F_1$ sämtliche Weibchen vollständig in Männchen verwandelt, wenn die Mutter einer der schwachen Europäerrassen F und S oder der schwächsten Japanerrasse H angehörte. (Über vereinzelte scheinbare Ausnahmen siehe unter 6c.)

5. Dies ist ein experimentum crucis für die Richtigkeit der gesamten theoretischen Erklärung: Die Japanerrasse K erwies sich als von niederer Potenz der männlichen Faktoren, da sie mit Europäern keine Intersexe erzeugt. Sie erwies sich ferner als doch wesentlich höher potenziert als jene Europäer, da sie mit der mittelstarken Japanerrasse G gerade etwas Intersexualität ergab, während jene Europäer bis zu hochgradigen Intersexen bei Kreuzung mit den

Männchen von G erzeugten. Nun liefern die gleichen Europäer mit den hochpotenzierten Japanern A und O nur Männchen. Dies ergibt eine Gleichung, aus der folgt, dass diese Japaner K mit den japanischen Männchen A und O mittelstarke bis starke Intersexe liefern müssen. Und das war ausnahmslos der Fall.

6. Diesen Ergebnissen sind noch ein paar Einzelheiten zuzufügen:

a) Die Resultate sind durchaus typisch und kennen bisher keine Ausnahme. Sie sind ferner sichtlich unabhängig von äußeren Bedingungen, da sie in identischer Weise in meinen in Boston durchgeführten Zuchten wie in den von Dr. Seiler in Berlin geführten Duplikatkulturen auftraten.

b) Das Maß der Intersexualität in einer Zucht ist einer typischen Variation um ein Mittel unterworfen, die regelmäßig und kontinuierlich ist. Wenn wir also etwa die Distanz von Weiblichkeit zu Männlichkeit in 100 Grade einteilen, so ergäbe eine Zucht eine symmetrische Variation um das Mittel von 20 oder 60 u. s. w. mit bestimmter Variationsbreite. (Wie weit kleine Verschiedenheiten in der Lage des Mittels in Schwesterzuchten von äußeren Bedingungen abhängt, ist noch nicht klar. Theoretisch ist dieser Punkt sehr bedeutungsvoll.) An den beiden Endpunkten dieser Linie zwischen Weiblichkeit und Männlichkeit müssen die extremen Plus- und Minusindividuen ins Normale übergehen, also respektive normale Weibchen oder Männchen. Das trifft bei den betreffenden Grenzfällen auch zu. Bei der Umwandlung aller Weibchen in Männchen sind es dann solche Minusabweicher, die noch am Flügelschnitt die weibliche Herkunft erkennen lassen. Die statistische Behandlung dieser Tatsachen im Zusammenhang mit den $F_2$-Ergebnissen und denen über männliche Intersexualität wird wohl einen Weg zur exakten Berechnung der Potenzverhältnisse eröffnen.

c) In den Kreuzungen, die ausschließlich Männchen liefern, tritt gelegentlich ein einzelnes normales Weibchen auf, das stets als letztes Tier ausschlüpfte. Hier liegt wahrscheinlich ein Fall der von Bridges bei *Drosophila* entdeckten[5]) „non-disjunction" vor: Bei der Reduktionsteilung der Samenzellen wandern beide Geschlechtschromosomen abnormerweise nach einem Pol. So entstehen Spermatozoen ohne X-Chromosomen. Ein solches muss mit jedem Ei ein normales Weibchen erzeugen. Bei der zytologischen Untersuchung fand ich bisher nur eine einzige Spermatozyte II, mit 30 anstatt 31 Chromosomen. Dies wird züchterisch wie zytologisch weiter aufgeklärt werden.

5) Bridges, C. B. Non-disjunction of the sex chromosomes of *Drosophila*. Journ. Exp. Zool. Bd. 15, 1913.

Bisher war ausschließlich von den weiblichen Intersexen die Rede, in bezug auf die nunmehr alle entscheidenden Punkte klarliegen. Die neueren Ergebnisse über die männlichen Intersexe zeigen aber, dass meine früheren theoretischen Erörterungen in einem wichtigen Punkt eine Änderung erfahren müssen. Ich hatte festgestellt, dass die männlichen Intersexe in $F_2$ aus der eine normale $F_1$-Generation ergebenden reziproken Kreuzung auftreten und zwar hatte ich genau $^1/_8$ dieser Formen erhalten. Dies erschien als ein sehr wichtiger Beweis für die mendelistische Formulierung, die ich durchgeführt hatte und die mit zwei Geschlechtsfaktorenpaaren arbeitete. Nun zeigt sich aber, dass die Sache doch verwickelter liegt:

1. Das Auftreten der männlichen Intersexe in den betreffenden $F_2$-Zuchten ist ein Einzelfall, der bedingt wird durch die Art der beiden ursprünglich gekreuzten Rassen. Die Zahl $^1/_8$ ist ebenfalls nur für die betreffende Kreuzung typisch, in analogen Kreuzungen anderer Rassen könnte jede andere Zahl zwischen 0 und 50% typisch sein.

2. Von entscheidender Wichtigkeit ist, dass die männlichen Intersexe in $F_1$ erscheinen können. Einzelne gerade erkennbare Individuen treten z. B. auf in $F_1$ aus den beiden „schwachen" Rassen japanisches Weibchen K $\times$ europäisches Männchen S, ferner starkes Japanerweibchen O $\times$ schwaches Japanermännchen H. Außerdem liegt aber eine Kreuzung vor, nämlich schwaches Japanerweibchen K $\times$ schwaches Japanermännchen H, in der in $F_1$ sämtliche Weibchen normal und sämtliche Männchen stark intersexuell sind[6]). Diese Tatsachen sind für das Verständnis der ganzen Frage höchst bedeutungsvoll. Es geht nämlich daraus, ebenso wie aus gewissen neueren $F_2$-Ergebnissen, die frühere Irrtümer berichtigen (s. o. das über Flügelfarbe Gesagte) als sehr wahrscheinlich hervor, dass der weibliche Teil der Geschlechtsformeln FFMm = ♀ FFMM = ♂ nicht mendelistisch, sondern mütterlich, also protoplasmatisch, vererbt wird. Auch er zeigt unabhängige Verschiedenheiten seiner Potenz und das Ergebnis ist die Resultante aus der kombinierten Wirkung beider Gruppen. Es hat keinen Zweck, dies hier näher auszuführen, da noch ausschlaggebende Zuchten ausstehen, deren Ergebnisse die definitive Lösung der ganzen Frage bringen dürften.

New Haven, Conn., Oktober 1915.

6) Eine entsprechende Kreuzung, bei der auch die Rasse H beteiligt war, aber ein anderes Muttertier, wurde mit dem gleichen Erfolg schon früher von Toyama's Assistent Dr. Machida ausgeführt, dem somit die Priorität dieser Entdeckung gebührt. Ihm verdanke ich auch das Material der Rasse H. Ich weiß nicht, ob er inzwischen über den Fall publiziert hat.

## Einige neuere Versuche über die Wirkung des Lichtes auf die lebenden Organismen.

I. Die Schädigung des Auges durch Einwirkung des ultravioletten Lichtes. Von San.-Rat Dr. med. Fritz Schanz und Dr. ing. Carl Stockhausen. Sonderabdr. a. d. Elektrotechn. Zeitschr., 1908, 33. II. Schutz der Augen gegen die schädigende Wirkung der kurzwelligen Lichtstrahlen. Von denselben. Berlin 1910. Weiter San.-Rat Dr. Fr. Schanz in Dresden: III. Die Wirkungen des Lichtes auf die lebende Zelle. Münch. med. Wochenschr. 1915, S. 643—645. IV. Sonnenstich — Hitzschlag. Ibidem S. 979 und 980. V. Über die Beziehungen des Lebens zum Licht. Ibidem S. 1315 und 1316. VI. Über die Entstehung der Weitsichtigkeit und des Starrs. Ibidem S. 1840—1842. VII. Die Wirkung des Lichtes auf die lebende Substanz. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., 161. VIII. Die Wirkung des Lichtes auf die lebenden Organismen. Biochem. Zeitschr. 71, 1915, S. 406. IX. Die Wirkung der kurzwelligen, nicht direkt sichtbaren Lichtstrahlen auf das Auge. Sonderabdr. aus Strahlentherapie VI, 1915, S. 87.[1])

Schon früher wurde nachgewiesen, dass die Eiweißstoffe photosensibel sind und dass namentlich die unsichtbaren Strahlen die Eiweißstoffe in schwerer lösliche verwandeln und schließlich koagulieren (Dreyer und Hansen, Chalupecký). Diese Einwirkung ist auch an den Eiweißstoffen des lebenden Körpers ersichtlich. Es ist bekannt, dass die ultravioletten Strahlen kürzerer Wellenlänge sehr leicht heftige oberflächliche Entzündungen erzeugen, die ultravioletten Strahlen größerer Wellenlänge dagegen mehr in die Tiefe dringen. Die beständig der Lichteinwirkung ausgesetzte Haut wird im Laufe des Lebens derber als die Haut, die vor Lichteinwirkung mehr geschützt ist. Der Verf. hat namentlich die Wirkung des kurzwelligen Lichtes auf das Auge studiert. Wie schon Birch-Hirschfeld gezeigt hat, erzeugen die kurzwelligen Strahlen bei sehr intensiver Einwirkung mikroskopische Veränderungen in der Netzhaut; er konnte auch Farbensinnstörungen durch Quarzlampe nachweisen. Widmark und Hess wiesen nach mehrstündigen intensiven Belichtungen mikroskopische Veränderungen im Kapselepithel der Linse nach. Der Verf. untersuchte nun zuerst die Durchlässigkeit der Augenteile für verschiedene Strahlen und konnte feststellen (II. S. 10, IX. S 88), dass die Hornhaut etwa von 360 $\mu\mu$ Wellenlänge anfängt stärker zu absorbieren, bei 310 $\mu\mu$ absorbiert sie vollständig. 3 mm dicke Linsenschichten zeigten den Anfang der Absorption im Blau, Ultraviolett wurde außerordentlich intensiv absorbiert (weniger als 375 $\mu\mu$ vollständig). Von den Strahlen von 400—370 $\mu\mu$ Wellenlänge gelangt ein erheblicher Teil bis zur Netzhaut und dieser verursacht ihre Fluorescenz, welche auch bei hellem Tageslicht in der Form eines Schleiers, der sich bei der Blendung

1) Nach Absendung des Manuskriptes an die Redaktion erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn San.-Rat Dr. F. Schanz noch zwei neue Separate: X. Lichtfilter m. a. W. 1915, Nr. 48, S. 1640—1642. XI. Zur Eosinfärbung der Futtergerste. Medizinische Klinik. Wochenschr. f. prakt. Ärzte 1915, Nr. 51.

Neuerdings hat „Etwas Neues aus der Photophysiologie" Dr. J. Peklo in „Biologickl listy" 1915, H. 5, 6 zusammengestellt.

über das Auge legt, erscheint. (Auch die Wahrnehmung des „Lavendelgrau" hinter dem sichtbaren Spektrum.) Ein Teil der Strahlen wird an der Hinterfläche der Linse reflektiert — „bei jeder Reflexion verliert das Licht vor allem an kurzwelligen Strahlen" — und auch die kleinsten Teilchen der Linse spalten das Licht nach dem Diffusionsgesetz ab, weil die Linse nicht „optisch leer" ist; es werden also auch Linsenteile, die durch die Iris vor dem direkten Licht geschützt sind, der Lichteinwirkung ausgesetzt.

Weiter wurde auch durch neue Versuche nachgewiesen, dass das Licht die Struktur der Eiweißkörper in dem Sinne verändert, dass aus leicht löslichen schwerer lösliche werden. Die Lösungen der Eiweißkörper wurden in gekühlten Quarzeprouvetten in einer Entfernung von 20 cm von einer Quarzlampe der Einwirkung durch 2—4 Stunden ausgesetzt. Dabei hat sich gezeigt, dass z B. 10 $cm^3$ Eiereiweißlösung, welche vor der Belichtung 149,7 mg Albumine und 3,8 mg Globuline enthielt, nach einer 2stündigen Belichtung 138,9 mg Albumine, 20,4 mg Globuline und 0,8 mg koagulierte Eiweißkörper enthielt, dass also die Menge der schwerer löslichen Eiweißstoffe um 10,3 % zugenommen hatte. Beim Linseneiweiß stieg während einer 4stündigen Belichtung die Menge der schwerer löslichen Eiweißstoffe um 13,3 %. Dieselben Erscheinungen sind auch bei Blutserum (20 × mit 0,5 % NaCl verdünnt) festgestellt. Daraus kann man den Altersstarr der Linse und den Zusammenhang des Sonnenstiches mit Blutveränderungen erklären. Die Augen kann man mit Euphosgläsern schützen, die, ohne die Lichtstärke wesentlich zu schwächen (Lichtverlust 3—5 %), die ultravioletten Strahlen ganz abhalten.

Sehr interessant sind die Versuche des Verf. über die Photokatalysatoren (IV, V, VIII). Verdünntes Blutserum, welchem etwas Eosin zugesetzt war, gab nach der Belichtung viel dichteren Niederschlag mit $(NH_4)_2SO_4$ als eine Probe ohne Eosin. Durch die Zusammensetzung des Lichtes (Sonnenlicht — Quarzlampe) wird der Prozess beeinflusst. Wir können also die Wirkung des Lichtes auf die Eiweißlösungen steigern. Auch in unseren Nahrungsmitteln finden sich wahrscheinlich Stoffe, die eine Steigerung der Lichtwirkung veranlassen können (Buchweizen, Mais, Reis; Beriberi, bisher als Avitaminose betrachtet, kann nach dem Verf. auch durch gesteigerte Lichtwirkung durch Reis veranlasst werden).

Weiter wird gezeigt, dass auch Traubenzucker (10 %) ein Photokatalysator ist; ein geringerer Zuckerzusatz erzeugt aber eine hemmende Wirkung. Dagegen Aceton (unter Lichtwirkung in Methan und Essigsäure zerfallend) ist auch bei geringem Zusatz, ähnlich wie Alkohol, ein mächtiger Photokatalysator.

Später gibt der Verf. noch ganze Reihen von Photokatalysatoren an (V, VIII). Der verbreitetste ist das Blattgrün; wird es in verschieden starker Konzentration angewandt, so ist die Umwandlung der Albumine in Globuline der Chlorophyllmenge proportional. Ebenso wirkt Phylloporphyrin, einer der kräftigsten positiven Photokatalysatoren: in Verdünnung von 1 : 80000 vermag es Kulturen

von *Paramaecium* im Lichte eines trüben Wintertages abzutöten; im Dunkeln ist es wirkungslos. Auch Chlorophyllösung tötet die Paramaecien im Lichte, nicht aber im Dunkeln. Recht kräftige Sensibilisatoren sind auch Hämatoporphyrin, Milchsäure, Harnstoff. Die Versuche wurden so angestellt, dass zwei Serien der Eiweißlösungen mit Photokatalysator aufgestellt wurden, eine im Lichte (Sonnenlicht), die andere im Dunkeln. Nach einer bestimmten Zeit (2 Tagen) wurden die Lösungen mit stark verdünnter Essigsäure (oder $[NH_4]_2SO_4$) gefällt. In den belichteten Röhrchen trat der Niederschlag auf, die unbelichteten Röhrchen blieben beim gleichen Essigsäurezusatz ganz hell.

Die Photokatalysatoren sind in der Natur sehr wichtig. Man kann endo- und exogene Katalysatoren unterscheiden. Die ersteren bilden sich im Organismus selbst, die anderen werden von außen den Organismen zugeführt (vor allem Mineralsalze). Zu den ersteren gehören namentlich die Farbstoffe, die das Integument der Tiere färben. Mac Munn fand in dem Integumente von Schnecken, in den bräunlichroten Seesternen, in den Streifen an der Rückenseite des Regenwurms Hämatoporphyrin. Die Regenwürmer sind photosensibel, sie flüchten bei den Belichtungsversuchen ins Rot, das grell gefärbte Integument der Seetiere hat die Fähigkeit, die in die Tiefe durchdringenden Strahlen zu absorbieren und für den Organismus auszunützen, nicht also die Feinde abzuschrecken. Auch die Farben der Blumen sollen nicht die farbenblinden Insekten anziehen, sondern man muss sie für Photokatalysatoren anschauen. „Aus dem Licht, das uns die Sonne zustrahlt, werden ganz spezielle Strahlen, die zur Farbe der Blüte die Komplementärfarbe darstellen, absorbiert, das muss bei der Umwandlung der Eiweißstoffe ganz spezifische Eiweißkörper geben." „Diese Eiweißkörper werden in der Fruchtanlage zugespeichert und werden mit dem Samen in den neuen Organismus übergehen und werden dessen Art bestimmen" (! V, S. 5).

Weiter kommen die Exokatalysatoren in Betracht. Als solche Katalysatoren, die Lichtenergie übertragen, sind Fe, Mn, As, U, Hg einerseits, bestimmte organische Chromophore (Anthracenderivate) anderseits zu nennen.

Aber wir kennen nicht nur positive Photokatalysatoren. Das Pigment kann auch die Lichtwirkung auf die Eiweißkörper vermindern, es ist ein negativer Photokatalysator (dunkle Menschenrassen, die starke Rückenfärbung der Tiere). „Organische Stoffe, die die Pflanze selbst bildet, wirken auf deren Eiweißkörper ebenfalls als Photokatalysatoren, ebenso wie die Mineralstoffe, die den Pflanzen aus dem Boden zugeführt werden, auf die organischen Stoffe der Pflanzen und auch auf deren Eiweißkörper als Photokatalysatoren wirken. Aus dem Zusammenwirken solcher positiver und negativer Katalysatoren werden sich Eiweißkörper bilden, die sich voneinander unterscheiden" (spezifische Eiweißkörper. V, S. 4). „Bei den Tieren ist das ganze Integument für Lichtwirkung empfänglich." Bei höheren Tieren kommt es zur Entwicklung des Auges.

Der Vorgang der Wirkung des Lichtes auf die Netzhaut ist uns nicht bekannt. „Wir nehmen an, dass sich in der Netzhaut Sehstoffe, wie der Sehpurpur, finden, die durch das Licht zersetzt werden. Wir kennen Pigmente, die die Lichteinwirkung hemmen. Seit wir wissen, dass die Eiweißstoffe photosensibel sind, müssen wir auch annehmen, dass die Eiweißstoffe dieser Sinnesepithelzellen durch Licht direkte Veränderungen erleiden, und es liegt nahe, anzunehmen, dass die Sehstoffe und das Pigment der Netzhaut dabei als positive und negative Photokatalysatoren wirken. Dem Sehakt würde dann derselbe photokatalytische Prozess zugrunde liegen, den wir allenthalben in der belebten Natur beobachten" (V, S. 5).

Endlich zeigt der Versuch mit Mineralwässern, dass es unter den Mineralsalzen Stoffe gibt, welche die Lichtwirkung auf die Eiweißkörper verlangsamen (bei den Proben des verdünnten Blutserums mit den Mineralwässern kam die Trübung später und erreichte auch nicht dieselbe Dichte wie in Kontrollkölbchen). „Jede Brunnen- und Badekur sowie jede klimatische Behandlung bei ‚Licht besehen' ist eine Lichttherapie" (VIII, S. 412—414). **S. Prát.**

## Julius Schaxel (Jena). Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen.

VII und 336 S., gr. 8°. Mit 49 Abbildungen im Texte. Jena 1915, G. Fischer.

Der Verfasser, dem wir wertvolle Arbeiten verdanken, welche die zytologische Analyse der Entwicklung behandeln, erörtert in diesem Werke Tatsachen und Probleme der Entwicklungsmechanik und der Zytologie, welche zu Fragen der allgemeinen Biologie in Beziehung gebracht werden können, insbesondere jene, welche für die durch gewisse Ergebnisse entwicklungsmechanischer Untersuchungen in den Vordergrund des Interesses gerückte Grundfrage der Biologie — vitalistische oder mechanistische Auffassung — von Bedeutung sind. Eine ausführliche Behandlung erfährt hierbei vor allem das Determinationsproblem der ontogenetischen Entwicklung.

In den ersten Abschnitten des Werkes werden in klarer und kritischer Weise die Methodik der Zytomorphologie, hierauf die Stellung dieser Wissenschaft in der Biologie und ferner ihre Prinzipien behandelt. Die scharfe Umgrenzung der Leistungsfähigkeit der zytomorphologischen Forschung führt den Autor zu dem Schlusse, dass manches, was bisher aus derartigen Forschungen gefolgert wurde, in Wirklichkeit in der Zytomorphologie keine Stütze findet. Dies gelte von der behaupteten Ubiquität der Centrosomen, von der Kontinuität der Plastosomen, sowie auch von der Individualität der Chromosomen.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen wird der Vorgang der Eibildung näher untersucht. Er beginnt, nach Schaxel, im Kerne (Nukleolenbildung, Chromatinanreicherung), greift dann auf den Zelleib über (chromatische Granulationen) und erfährt dort seine Fortsetzung (Chromasie). Man kann demnach drei Stadien unter-

scheiden, das der Präemission im Kerne, das der Emission des Chromatins in den Zelleib und das der Postemission. Während des letzten Stadiums vollzieht sich die Rekonstruktion der chromosomalen Lagerung, wodurch der Kern wieder teilungsfähig wird; im Zelleib kommt es gleichzeitig zur Ausbildung der an der späteren Entwicklung Anteil nehmenden Substanzen. Diese Vorgänge gehen in ganz bestimmten Teilen des Zelleibes vor sich und das, was durch sie erzeugt wird, verbleibt auch an dem Orte, an welchem es gebildet wurde. So entwickelt sich eine bestimmte Schichtung, eine Polarität der Eizelle.

Diesen aus den im Ei selbst vorhandenen Bedingungen sich entwickelnden Prozessen legt der Verfasser die größte Bedeutung bei und er fasst das Problem der Determination in einer von der ursprünglichen Fassung dieses Begriffes abweichenden Art auf: Äußere Umstände vermögen, nach ihm, nicht in entscheidender Weise determinierend einzuwirken und so kommt auch z. B. der Besamung keine determinierende Bedeutung zu, denn die Konstitution des reifen und zur ersten Teilung schreitenden Eies erfolgt „nach eigener, in ihm selbst gelegener Determination". Auch die Hypothese von der Beteiligung der Plastosomen der Samenzelle an der Bildung des Keimes ist danach unbegründet. Die Besamung wirkt nur als auslösender Realisationsfaktor, dem Plasma der Samenzelle kommt lediglich eine entwicklungserregende Wirkung zu.

Von besonderer Bedeutung ist der nun folgende Abschnitt über die Determination der Furchung. Diese erfolgt, nach Schaxel, in sukzessiven Akten. Die Furchung ist für ihn ein reines Teilungsgeschehen. Es spielen dabei weder Spezifikationen der Zellen durch Bildung von Dauerstrukturen, noch Zellumformungen oder -verlagerungen, die nicht Teilungsbewegungen sind, eine Rolle. Daher ist die Determination der Furchung vollständig mit der Determination der Aufteilung des Eies ermittelt. Die Determination der ersten Teilung ist nun in der Konstitution des entwicklungsbereiten Eies, die Determination jeder weiteren Teilung in der Konstitution der zu teilenden Blastomere gegeben. Diese Konstitution aber ergibt sich primär aus der von dem Ei in ununterbrochener Kontinuität übernommenen Substanzlokalisation, die sekundär Besonderheiten durch die Nachbarschaftswirkungen der Blastomeren erhält (primärer und sekundärer Faktorenkomplex der Furchung). So erfolgt die Aufteilung des Eies in das typisch geordnete Zellenaggregat des gefurchten Keimes durch in sich sukzessiv determinierte Akte. Die Furchung ist die Resultante der Einzelereignisse. Für die Annahme weiterer, in ihrer Wirkung nicht durchschauter geheimnisvoller Vorgänge ist danach nicht der mindeste Grund vorhanden.

Zu diesem Schlusse gelangt der Autor nicht bloß aus der Analyse der normal-ontogenetischen Vorgänge, sondern auch aus der Untersuchung der künstlich bewirkten Änderungen dieser Prozesse. Denn nirgends lasse sich ein besonderer ordnender Faktor ermitteln, stets ist die Harmonie des Zusammenwirkens der Teile als Resultante aller wirkenden, durch die Eikonstitution selbst gegebenen

Faktoren nachzuweisen und soweit Regulation vorkomme, halte sie sich stets in den Grenzen der Determination. Jede Änderung der Keimkonstitution zieht unweigerlich auch eine Determinationsänderung nach sich. An die Stelle der behaupteten Äquifinalität tritt „die Besonderheit jedes Geschehens gemäß der besonderen Konstitution des Ausgangsstadiums". „Das Spezifische jeder Gestaltung ist nicht ihr Ziel, sondern ihre einseitige Bestimmung." Statt als besonderes harmonisch-äquipotentielles System muss man die frühe Ontogenese als ein „in sich durch sukzessive Akte determiniertes Geschehen" auffassen. Damit fällt die Theorie der äquifinalen Regulation samt ihren vitalistischen Folgerungen. Und was die Entelechie Driesch's betrifft, so ist sie kein Naturfaktor, „nicht weil andere physikalische und chemische Faktoren das leisten, was sie leisten soll, sondern, weil die ihr zugeschriebenen Leistungen überhaupt nicht geleistet werden."

Die nach der Furchung einsetzende Bildung der Organanlagen erfolgt durch Wachstums- und Bewegungsvorgänge, nicht auch durch Produktion von Plasmaderivaten. Das Massenwachstum kommt durch fortgesetzte Zellteilungen zustande und die bestimmenden Faktoren hierbei sind von derselben Art wie die die Aufteilung des Eies bewirkenden. Doch muss der Autor zugeben, dass die Determination der Anzahl der Teilungen ihrem Wesen nach noch nicht erkannt ist. Ebensowenig hat die Forschung die Ursache für die Lösung der Zellen aus dem Verbande, für ihre gerichteten Bewegungen und für ihre Zusammenfügung zu einem neuen Verbande ermittelt.

Die histogenetische Differenzierung der Organanlagen beginnt mit einer Chromatinanreicherung im Kerne, um dann als Chromatinemission auf den Zelleib überzugreifen. Dann erst beginnen die charakteristischen Umbildungen des Cytoplasmas. Alle diese Vorgänge sind typisch bestimmt und sie erfolgen ferner in strenger Einsinnigkeit. Die Determination der Qualität der jeweiligen Differenzierung ist aber noch unaufgeklärt und wahrscheinlich nicht mit zytomorphologischen Mitteln, sondern nur durch die Chemie erforschbar. Ungerechtfertigt ist es daher auch, gewisse durch besondere Präparationsverfahren isoliert zur Darstellung gebrachte Bestandteile des Zytoplasmas, wie die Plastosomen, als die eigentlichen Bildner der Dauerstrukturen aufzufassen.

Dieser Darstellung folgen die Erörterungen über die zytomorphologische Auffassung der Funktion, des Alterns, Absterbens und der Restitution der Gewebe. Der natürliche Tod wird als Folge der begrenzten, einsinnigen Determination der Zellen hingestellt, die Annahme einer Entdifferenzierung und rückläufigen Entwicklung als irrig abgelehnt.

In dem letzten, die Zellentheorie behandelnden Abschnitte wird zunächst ausgeführt, dass alles ontogenetische Geschehen nur Faktoren enthält, die an Zellen gebunden sind, dass es also zellular determiniert ist. Die Zelle bloß als Mittel von ihr übergeordneten Faktoren aufzufassen erscheint zum mindesten nicht notwendig. Ähnliches

gilt von der Auffassung der Zelle als Bildnerin „letzter Einheiten“ (Energiden, Protomeren). — Zellular determiniert ist auch die Vererbung, die stets nur mittels Reservation totipotenter Zellen erfolgt. Die Erforschung des Vererbungsmechanismus fällt daher zusammen mit der Ontogenese. Die Möglichkeit der Variation (und Mutation) ist darin begründet, dass die geänderte Realisation eines der sukzessiven Akte der ontogenetischen Determination diesen zu ändern und damit eine geänderte Determination für die Folgeakte zu bewirken vermag. Die Vererbung an sich ist keine Funktion, ihr dienen daher auch nicht besondere Organe als „Vererbungsträger“. — Bei der Entwicklung der Metazoen handelt es sich im wesentlichen stets nur um durch die Zellkonstitution bestimmte Zellleistungen. Hierbei bestimmende und bestimmt werdende Elemente zu unterscheiden ist nicht notwendig. „Es handelt sich in den einander folgenden Stadien vielmehr um ein Zusammenwirken der Faktoren, das sich aus der Konstellation aller Teile von Akt zu Akt ergibt.“

Die hier gelieferte Darstellung vermag naturgemäß den Inhalt des Werkes nicht ganz wiederzugeben, sie soll nur auf dessen wesentliche Punkte hindeuten. Man mag über manches anderer Anschauung als Schaxel sein. Wichtig bleibt sein Werk jedenfalls schon durch die große Bedeutung der Probleme, zu welchen es Stellung nimmt. Wer immer sich mit diesen beschäftigt, wird auch das Werk Schaxel's genauer studieren und sich zu den darin niedergelegten Anschauungen in irgendeine Beziehung setzen müssen.

**Alfred Fischel (Prag).**

## Brehm's Tierleben.

Allgemeine Kunde des Tierreichs. Vierte, vollständig neubearbeitete Auflage, herausgegeben von Prof. Dr. Otto zur Strassen. Vielfüßler, Insekten und Spinnenkerfe. Neubearbeitet von Richard Heymons unter Mitarbeit von Helene Heymons. Mit 367 Abbildungen im Text, 20 farbigen und 15 schwarzen Tafeln von P. Flanderky, H. Morin, G. Mützel und E. Schmidt, 7 Doppeltafeln und 4 einseitigen Tafeln nach Photographien und 1 Kartenbeilage. Leipzig und Wien 1915, Bibliographisches Institut.

Den Verfassern ist das wirklich schwere, aber um so verdienstvollere Werk gelungen, auf nicht mehr als 692 Seiten (dazu kommen noch 14 Seiten Sach- und Autorenregister) das gewaltige Gebiet der Myriapoden, Insekten und Arachnoideen in einer dem Plane des ganzen Werkes vollkommen entsprechenden Weise zu bearbeiten. Nur wenige von den vielen interessanten Entdeckungen der letzten Jahrzehnte über die Lebensweise und Brutfürsorge der in Betracht kommenden Tierformen haben in diesem Bande keine Aufnahme gefunden und eine geradezu überwältigende Fülle von Material musste gesichtet werden, um in dem jetzt vorliegenden Bande, von dem noch mehr Abbildungen als Text vom „alten Brehm“ erhalten geblieben sind, verarbeitet werden zu können. Heymons geht von der richtigen Erwägung aus, dass der „Brehm“ kein Bestimmungsbuch sein kann und soll und hat der Kennzeich-

nung der einzelnen Kategorien nicht mehr als nötig Raum gewährt, dafür der Schilderung der Lebensweise im weitesten Sinne des Wortes, also der Ethologie den größten Teil des Bandes zur Verfügung gestellt. In der Systematik hat er die kleineren und kleinsten Gruppen möglichst vollständig aufgenommen, dagegen natürlich bei den größeren und größten eine Auswahl getroffen, an der nur wenig auszusetzen ist — diese Auswahl wird wohl bei dem gleichen Thema jeder Autor, nach Berücksichtigung der unbedingt aufzunehmenden Formen nach seinem persönlichen Geschmack treffen, zum Teil auch nach dem Material, das ihm für die Illustration zu Gebote steht.

In bezug auf die Auffassung der Mimikry und ihrer Bedeutung nimmt der Verf. einen gemäßigten Standpunkt ein, was nur gebilligt werden kann. Die Auswüchse der neueren Mimikry-Hypothetiker können die wahrscheinlich nur für gewisse tropische Lepidopteren gültige Theorie selbst im wesentlichen nicht schädigen und wir müssen uns andererseits davor hüten, das Kind mit dem Bade auszuschütten. Denselben vorsichtigen Standpunkt nimmt H. auch in der Nomenklaturfrage ein. Doch sind andererseits unter den deutschen Benennungen einige wie „Eierpaketler" für *Oothecaria*, die sich nur durch ihre hervorragende Hässlichkeit dem Gedächtnis einprägen werden.

Dass die Termiten und Ameisen mit ihren Gästen, ihren Bauten und ihren oft so verwickelten Staatenbildungen ihrer Bedeutung entsprechend ausführlich behandelt wurden, ist nach dem Vorerwähnten selbstverständlich; aber auch die Biologie der land-, forst- und obstschädlichen Insekten (auch der deutsch-afrikanischen Kolonien), die verschiedenen, Krankheitserreger übertragenden Dipteren und anderen Insekten, Zecken u. dgl. findet reichliche Berücksichtigung, und nicht minder sind die paläontologischen Ergebnisse der letzten Zeit überall benützt.

Es ist schwer, im beschränkten Raume eines Referates alles hervorzuheben, was in diesem Bande im Vergleich zur früheren Auflage neu und der Erwähnung besonders wert ist; man kann sagen, dass nicht nur das naturfreundliche Laienpublikum, für das der „Brehm" ja in erster Linie bestimmt ist, sondern auch der Fachmann sicher gern und oft nach diesem Bande greifen wird, wo er eine große Menge zuverlässiger Angaben über Dinge findet, die auch ihn im hohen Grade interessieren und die auch er nicht immer gleich so beisammen hat.

Nun zu den textlichen Einwänden. Sie sind kaum der Rede wert. So wäre die sehr zweifelhafte *Eremiaphila turcica*, die übrigens nicht aus Ägypten, sondern aus Mesopotamien stammt, die letzte, die ich als Beispiel für diese Gattung wählen würde, während die mächtige *E. Typhon* und die häufige *E. Khamsin* bekannte ägyptische, *E. denticollis* und *genei* verbreitete nordwestafrikanische bezw. syrische Arten sind. Bei den Phasmiden wäre der gegenwärtig überall in Menge gezüchtete *Carausius morosus* Brunn. erwähnenswert gewesen. *Pamphagus marmoratus* ist kein Wüstentier (im

Leben meist schön grün) und der auf der Farbentafel bei S. 87 dargestellte *Pamphagus* ist nicht *marmoratus*. Auch die in vielen Warmhäusern botanischer Gärten etc. eingeschleppte und vollkommen akklimatisierte flügellose Laubheuschrecke *Tachycines asynamorus* (allgemein unter dem Namen *Diestrammena micolor* bekannt), die merkwürdige parthenogenetisch sich fortpflanzende Riesenheuschrecke *Saga serrata* wären einer Aufnahme würdig gewesen. Die *Palpares*-Arten, zum mindesten der südeuropäische *P. libelluloides* fliegen bei Tage, gerade um die Mittagszeit; auch für zwei nordafrikanische Arten konnte ich das feststellen, wenn auch *P. angustus* Mc. Lachlan auch abends zum Lichte fliegt. Bei den Lausfliegen wäre das höchst merkwürdige *Ascodipteron*, dessen ♀ in der Flughaut tropischer Fledermäuse schmarotzt, nicht zu übergehen gewesen. Die *Cicindela* auf S. 375 ist sicher nicht *campestris*, sondern wohl eher *sylvicola*. Bei *Coenomyia* wäre der überaus charakteristische Geruch nach Ziegerkäse bemerkenswert gewesen. Unter den in Kalifornien mit so großem Erfolge zur Säuberung der Melonengärten verwendeten Coccinelliden wäre die in Kalifornien selbst heimische *Hippodamia convergens* nicht zu vergessen, von den Strepsipteren wäre auch die Abbildung von ♀ und Jugendzuständen interesssnt gewesen.

Schlimmer sieht es mit den Abbildungen aus. Die photographischen sind durchwegs lobenswert und instruktiv, namentlich die schönen Bilder von Borkenkäferfraßstücken, von Hymenopterennestern, die biologischen Aufnahmen (Totengräber, Trichterwickler, Ameisenlöwe, Siebzehnjährige Zikade, Libelle u. s. w.); ferner viele Textbilder, namentlich von dem ausgezeichneten Heubach, der merkwürdigerweise auf dem Titelblatt neben den übrigen Künstlern gar nicht genannt ist. Ganz schlecht ist dagegen *Ephippiger* (S. 88) in bezug auf Halsschild und Flügeldecken, abgesehen davon, dass ich in meinem Leben dieses typische Gebüsch- oder höchstens Distelbewohnende Tier niemals auf einem Grashalm sitzen sah; unverständlich für jeden, der die Verhältnisse nicht aus eigener Anschauung kennt, ist die Tafel bei S. 87 mit den blutspritzenden *Eugaster*, hölzern und augenscheinlich nach gespießten Objekten gezeichnet sind, viele fliegende Insekten Flanderky's, wenig kenntlich sind die meisten Arten auf der Fliegentafel bei S. 336; bei den tropischen Tagschmetterlingen auf der Tafel neben S. 304 ist der Künstler an dem prächtigen *Troides paradiseus* gescheitert und die ganz unnötigerweise unter die Tagschmetterlinge geratene Bupurtide *Sternocera orientalis* ist in Form und Färbung unkenntlich. Die Darstellung des Metallglanzes ist bisher weder den beiden Künstlern, die sich im Reptilienband an den beiden metallglänzenden Riesenschlangen *Python reticulatus* und *Boa madagascariensis* versuchten, noch Morin und Flanderky gelungen, und daher ist es gut gewesen, dass in den Farbentafeln sonst diesem Problem ausgewichen wurde. Dass die farbigen Käfertafeln und einige andere (Teufelsblume, Wanderheuschrecken, Wanzen) gut sind, tröstet uns nicht über die Tatsache hinweg, dass die wundervolle Farbenpracht der

tropischen Insektenwelt im Insektenband des „Brehm“ spärlicher vertreten ist als im Konversationslexikon.

Wenn wir von der zu grellen farbigen Spinnentafel absehen, sind die Abbildungen bei den Spinnentieren ebenso gut wie bei den Myriopoden. Bei diesen fällt ein sehr hübsches Bild der Brutpflege von *Scolopendra cingulata*, die wundervolle photographische Abbildung des Nestbaues von *Polydesmus* (in 8 Stadien), die Tötung einer indischen *Calotes*-Eidechse durch einen Riesenskolopender, wenig erfreulich dagegen ein schlecht geratener, durch einen ebensolchen *Geophilus* überfallener Regenwurm auf, bei den Spinnentieren ist u. a. das Bild der merkwürdigen Afterspinne *Ischyropsalis helwegi* von Interesse; hier ist die Zahl der neuen Abbildungen überhaupt nicht erheblich. Zahlreiche gute Abbildungen sind anderen Werken, namentlich „Hesse und Doflein, Tierbau und Tierleben“ entlehnt. Auf die Verbreitungstafel näher einzugehen, möchte ich mir versagen, da ich dieser Art geographischer Darstellungen auf engem Raum von vornherein kein Verständnis entgegenbringe.

Wenn ich von den vorstehend verzeichneten illustrierten Schwächen, die vielleicht nicht allgemein als solche empfunden werden, absehe, möchte ich den vorliegenden Band als einen der besten bezeichnen, die bisher vom neuen „Brehm“ vorliegen, und es unterliegt keinem Zweifel, dass er an Interesse keinem anderen Bande nachsteht. **F. Werner (Wien).**

---

## Dr. Adalbert Seitz, Die Grofsschmetterlinge der Erde.

Verlag des Seitz'schen Werkes (Alfred Kernen). Stuttgart 1915.

Bereits im Jahre 1907 erschienen die ersten Lieferungen des Seitz'schen Schmetterlingswerkes. Alle, die damals in das Werk Einblick nahmen, waren erstaunt über die Großartigkeit seiner Anlage und über den Riesenplan der Bearbeitung, der hier zur Ausführung kommen sollte, wollte der Herausgeber doch insgesamt auf etwa 1000 großen Bunttafeln nicht weniger denn 40000 Schmetterlinge der ganzen Erde zur Abbildung bringen, das sind also so ziemlich alle bisher bekannten Großschmetterlinge. Oft genug konnte man schon zu jener Zeit die Meinung hören, dass ein solches Werk überhaupt nicht zu Ende geführt werden könnte!

Die Lieferungen aber folgten sich in ganz regelmäßigen Zeitabschnitten, so dass jene Propheten schließlich verstummten. Gegenwärtig ist trotz schwerster Kriegswirren das Werk so weit fortgeschritten, dass weit über die Hälfte dieser Riesenarbeit in geradezu ausgezeichneter Weise bereits fertig vorliegt.

Das Werk selbst scheidet sich in zwei Abteilungen: Der I. Hauptteil umfasst die „Großschmetterlinge des paläarktischen Faunengebiets“, also die „Europäer“. Er zerfällt in 4 Bände, besser Doppelbände, von denen je die eine Hälfte immer den Text, die andere die Tafeln enthält. Hiervon liegen bis heute bereits die ersten 3 Doppelbände fix und fertig vor: Der I. Band: „Tagfalter“, mit 89 Bunttafeln und 3470 Abbildungen, der II. Band:

„Spinner und Schwärmer“, mit 56 Farbentafeln und 2489 Faltern, der III. Band: „eulenartige Nachtfalter“, mit 75 kolorierten Tafeln und 4338 Abbildungen. Der IV. Band: „Spanner“, ist auch fast fertiggestellt, ist doch in letzter Zeit hiervon schon die 127. von 130 Lieferungen, wodurch die Paläarkten abgeschlossen sein werden, ausgegeben worden. Dieser IV. Band wird 25 Tafeln mit 1977 Buntabbildungen enthalten. Dann aber wird für die Sammler und Forscher europäischer Schmetterlinge ein Werk geschaffen sein, wie es besser und schöner noch nicht existiert, ein Werk, auf das die gesamte Entomologie, Sammler und Fachzoologen, mit Recht stolz sein können.

Der II. Hauptteil zerfällt in drei Unterabteilungen, nach den Erdteilen in eine amerikanische, eine indoaustralische und eine afrikanische Fauna sich scheidend. Jeder dieser Teile besteht wieder aus 4 Doppelbänden, so dass das ganze Werk 16 Doppelbände enthalten wird. Auch diese Teile sind in ganz vorzüglicher Weise gefördert worden, und wenn auch durch den Krieg der Verkehr mit dem Auslande und mit mehreren der bedeutendsten Mitarbeiter ungemein gehindert ist, so hat dies doch das regelmäßige Erscheinen der einzelnen Lieferungen nicht aufhalten können. Zudem sind gegenwärtig durch den Herausgeber Vorkehrungen dahin getroffen, dass eine Bearbeitung der noch ausstehenden Bände auch ganz unabhängig vom Auslande zu ermöglichen sein wird, ein Ziel, das der deutschen Wissenschaft gewiss zu hoher Ehre gereicht.

Von der Fauna americana wurden bis jetzt 78 Lieferungen ausgegeben, von der F. indoaustralica 125 und von der F. africana 35, jede Lieferung mit 1—2 Bogen Text und 2 herrlichen Buntafeln. Diese letzteren gerade sind es, die die Aufmerksamkeit nicht nur der Entomologen, sondern aller Naturfreunde, selbst der Künstler, auf sich gezogen haben, zeichnen sie sich doch einesteils durch vorzügliche Naturtreue, andernteils durch wunderbare Farbenpracht besonders aus, so dass sie der deutschen Vervielfältigungskunst zur ganz hervorragenden Zierde und Ehre gereichen. Wieder und wieder kann man diese Tafeln beschauen und studieren, und stets wird man neuen Genuss, neue Freude daran haben.

In welcher Reichhaltigkeit die einzelnen Tafeln oft gehalten sind, zeigt beispielsweise die Tafel 13 des 4. Bandes der Paläarkten, die nicht weniger denn 135 Abbildungen von Cidarien und Eupithecien in tadelloser, unübertrefflicher Feinheit wiedergibt.

Dass natürlich auch der Text, so knapp er auch gehalten ist, auf die einzelnen Momente in der Entwicklung der Falter, auf die Lebensgewohnheiten der Raupen und Schmetterlinge, auf Vorkommen und Futterpflanze, auf Fortpflanzung und Häufigkeit, kurz auf alle einschlägigen biologischen Verhältnisse Rücksicht nimmt, mag hier nur angedeutet sein.

Auf alle Fälle aber verdient das Seitz'sche großzügige Schmetterlingswerk reichste Verbreitung nicht bloß in allen Bibliotheken, sondern auch unter allen Fachgelehrten und Entomologen. Sein

Preis ist bei der Vorzüglichkeit des Gebotenen sehr niedrig: eine Paläarkten-Lieferung wird mit Mk. 1.—, eine Exoten-Lieferung mit Mk. 1.50 berechnet. Das Werk erscheint gleichzeitig in deutscher, französischer und englischer Sprache. **Dr. O. Krancher, Leipzig.**

## Emil Abderhalden. Lehrbuch der Physiologischen Chemie in Vorlesungen.

3. Auflage. II. Teil. gr. 8°. 814 Seiten. 28 Figuren. Urban und Schwarzenberg. Berlin und Wien 1915.

Mit Vollendung des II. Teiles kommt die Neuauflage des Abderhalden'schen Lehrbuches trotz des Krieges zum schnellen Abschluss. Er umfasst die anorganischen Nahrungsstoffe, die Bedeutung des Zustandes der Bestandteile der Zellen für ihre Funktionen, die Fermente und den Gesamtstoffwechsel.

Vergleicht man die neue Auflage mit den vorangegangenen, so fällt zuerst der doppelte Umfang ins Auge. Aus einem Buche, das der Mehrzahl der Studierenden noch zugänglich war, ist so ein Werk entstanden, welches den Nichtspezialisten durch Umfang und Kosten abschrecken kann. Anderseits hat das Werk für denjenigen, der sich einen Einblick in den jetzigen Stand der physiologisch-chemischen Forschung verschaffen will, mancherlei gewonnen. Es gehört zu den seltenen Büchern der rein wissenschaftlichen Literatur, die zu einer wirklichen Lektüre geeignet sind; es übt auf den Leser einen dauernd fesselnden Reiz aus, und diese Eigenschaft verdankt es nicht nur der umfassenden Beherrschung des gewaltigen Stoffmaterials, sondern vor allem auch dem immer wiederkehrenden Hinweis auf neue Probleme, auf das in den bisherigen Ergebnissen noch zweifelhafte oder hypothetische. Auch die Einbeziehung verschiedener Wissenszweige, welche in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnis zur Physiologischen Chemie stehen, wie gewisse Gebiete der Botanik, der Erbschaftslehre, der Serologie, der Bakteriologie und der Pharmakologie sichert dem Werke das Interesse eines umfangreichen Leserkreises. Und weiterhin sind auch die Grundlagen der physiologischen Erkenntnis erweitert worden, dadurch, dass die Berücksichtigung der physikalischen Chemie ausgedehnter gestaltet und die Kolloidchemie als neue Basis besonders für die Eigenarten der Zellfunktionen einbezogen worden ist. Nur in einer Beziehung scheint dem Referenten eine gewisse Differenz zwischen der Art der Stoffbehandlung und dem möglichen Leserpublikum zu bestehen; gewisse Wiederholungen und die Erklärung mancher Einzelheiten sind für den Anfänger berechnet, dem das Werk doch in den seltensten Fällen zugänglich sein wird, sie wirken aber etwas ermüdend auf den fortgeschrittenen Leser, für den das Buch aus den angeführten Gründen in Wahrheit bestimmt sein muss. In der jetzigen Form kann man Abderhalden's Physiologische Chemie den Studierenden als Ergänzung und zur Repetition einer Vorlesung nicht mehr empfehlen. Das dürfte auch Abderhalden empfunden haben, wenn er auch im Vorwort die Forderung stellt,

dass der Student seinem Gedankenflug folgen soll. So fehlt uns momentan ein geeignetes „Lehrbuch" der physiologischen Chemie von passendem Umfange. Das Lehrbuch von Hammarsten ist, trotz seiner vielen guten Qualitäten, zu trocken und zu wenig auf die interessanten Ergebnisse der neuesten chemischen Forschung eingestellt, während Oppenheimer's Grundriss der Biochemie mehr als Repetitorium denn als Lehrbuch gemeint ist. Gewiss wird diese Lücke nach dem Kriege bald in geeigneter Form ausgefüllt werden.

**H. Pringsheim (Berlin).**

## W. Bateson. Mendel's Vererbungstheorien.

Aus dem Englischen übersetzt von Alma Winckler. Mit einem Begleitwort von R. von Wettstein. 8°. 41 Abbildungen im Text u. 6 Tafeln. Druck und Verlag von B. G. Teubner. Leipzig und Berlin 1914.

In der Literatur über die Vererbungslehre nimmt das Werk von W. Bateson: Mendel's principles of heredity einen ersten Platz ein. Der Verfasser hat sich bemüht, eine zusammenfassende Darstellung und Kritik von Mendel's Forschungen zu geben, er liefert zugleich eine Übersicht der neueren Forschungen auf dem Gebiete der Vererbungslehre. An dem Buche ist ganz besonders anerkennenswert, dass sowohl die zoologische als auch die botanische Seite der Probleme Berücksichtigung finden. Dieses für Züchter, Botaniker, Zoologen, Mediziner und Anthropologen so überaus wichtige Werk ist in deutscher Übersetzung erschienen, die an Klarheit und Prägung der Sprache nichts zu wünschen übrig lässt. Ich versuche eine Übersicht des reichen Inhalts zu geben, indem ich die verschiedenen Kapitelüberschriften mitteile: 1. Mendel's Entdeckung, 2. Das untersuchte Material. 3. Numerische Folgen und neue Kombinationen, 4. Farbenvererbung, 5. Gametenkoppelung und Abstoßung, 6. Vererbung und Geschlecht, 7. Gefüllte Blüten, 8. Beispiele für Mendel'sche Vererbung beim Menschen, 9. Intermediärformen zwischen Varietäten und den „Reinen Linien" Johannsen's, 10. Verschiedene widersprechende und Ausnahme-Phänomene, 11. Biologische Anschauungen im Lichte Mendel'scher Entdeckungen, 12. Nutzanwendung der Mendel'schen Regeln, 13. Mendel's Leben und Werk, 14. Versuche über Pflanzenhybriden, 15. Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene *Hieracium*-Bastarde. Eine weitere Analyse ist bei dem zur Verfügung stehenden beschränkten Raume leider nicht zu geben. Doch schon diese Inhaltsübersicht und der Hinweis, dass dieses Werk von einem erstklassigen Fachmanne verfasst worden ist, bürgen ohne weitere Worte für den hohen Wert dieses Buches. Vorzügliche Schemata und zum Teil farbige Abbildungen sind dem Werke beigegeben.

**F. Schwarz.**

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Antonstraße 15. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

# Alphabetisches Namenregister.


**A.**

Abderhalden 62. 111. 582.
Ach 160.
Adlerz 69.
Ahlfeld 510.
Arcichovsky 22.
Armbruster 129.
Arrhenius 144.
Askenasy 413.

**B.**

Baer, von 105.
Baerthlein 282 ff.
Baranetzky 443.
Barfurth 50.
Bartlett 167.
Bateson 583.
Bauer 494.
Baunacke 502.
Baur 181. 286. 542.
Beche, de la 107.
Beijerinck 282 ff.
Bemmelen 151.
Berlepsch, v. 132, 333.
Bernard, Noël 216.
Berthelot 191.
Berthold 464.
Bethe 39. 191. 229 ff.
Biedermann 376.
Birch-Hirschfeld 571.
Birckner V. 8 ff.
Blume 213. 540.
Bönner 65.
Bois-Reymond, E. du 455.
Bokorny 23. 25.
Bondroit 74.
Bonnet 232. 554.
Bonnier 191.
Boulanger 397.
Boulenger 179.
Boveri 332. 565.
Brandt 376.
Braun 77.
Brehm 395. 397. 577.
Bresslau 128.
Bridge 186.
Bridges 569.
Bronn 105.
Brun 190. 225 ff.
Buchenau 68.
Büchner 109.
Buchwald 275.
Buckl 120.
Buckland 107.
Buddenbrock, v. 481.
Bullard 521.
Burgeff 215.
Burmann 540.
Burmeister 103.
Burri 284.
Bütschli 376.
Buttel-Reepen, v. 31. 39. 129. 200. 331.

**C.**

Camerano, L. 37.
Candolle, de 104.
Cantor 154.
Carpenter 108.
Casteel 334.
Challier, Le 295.
Chalupecky 571.
Chambers 106.
Chaperon 477.
Child 478.
Cobb 509.
Cockerell 168.
Coehn 543.
Collet 184.
Cornetz 231 ff.
Couturat 154.
Cuénot 139.
Curtis 51.
Cyon 191.
Cyrén 178.

**D.**

Dahl 544.
Darwin 93 ff. 266. 281. 286. 501. 560.
Darwin, Fr. 210.
Davenport 499.
Deckelmeyer 253.
Dedekind 154.
Dewitz, J. 37.
Dickel 127.
Dingler 441.
Dobkiewicz 39.
Dogiel 143.
Donisthorpe 75.
Dorfmeister 146.
Dreyer 571.
Driesch 393. 545.
Duchatel 191.
Dujardin 229.
Duncker 506.
Dzierzon 129. 332.

**E.**

Edinger 474.
Ehrenbaum 185.
Ehrenberg 101.
Ehrlich, P. 159. 338.
Eimer 77.
Eisenberg 282.
Ekler 62.
Emery 75. 208. 252.
Engelhardt, v. 333.
Entz 378.
Ernst 200.
Ernst, Christian 561.
Eugster 332. 561. 565.
Exner 227.

**F.**

Fabre 191. 242.
Feuerbach 109.
Fielde, Miss 242.
Fischel 577.
Flanderky 396. 579.
Focke 275.
Fodor 111.
Forbes 93.
Forel 39. 117. 226 ff.
Franz, V. 475. 498.
Freud 160.
Fricks, v. 509.
Friedländer 293. 327.
Fries 7. 73.
Frings 151.
Frisch 39.
Frisch, v. 334.
Fruwirth 64.

**G.**

Gaisch 178.
Gates 173.
Gaudry 104.
Gaupp 541.
Gay-Lussac 477.
Gildemeister 293.
Gmelin 187.
Goebel 209. 463. 540.

Goeldi 30.
Goethe 7.
Goldschmidt, R. 123. 342. 565.
Goodrich 397.
Gotschlich 329.
Gouy 477.
Graff, v. 376.
Grandori 64.
Grant, Allen 104.
Gray, Asa 104.
Griffini 186.
Grobben 136.
Gruber 376.
Grunewald, Marta 341.
Günther 77.
Guldberg 455.

**H.**

Haberlandt 375.
Hachet-Souplet 200.
Haeckel 99, 286.
Häcker 373.
Hagedorn 117.
Halberstaedter 340.
Handlirsch 380.
Hansen 571.
Hartung 384.
Hasskarl 540.
Hauff 95. 99.
Hauser 281.
Heck 138.
Heer, O. 104. 384.
Heider 541.
Heikertinger 257 ff.
Heim 293.
Heincke 184.
Henriksen 74.
Hensen 507.
Henslow 107.
Herbst 553
Hertwig, O. 286. 333. 541.
Hertwig, R. v. 133. 338. 342. 541.
Hertz 159.
Heß 39.
Heß, v. 334. 571.
Hesse 84.
Heubach 579.
Hilbert 154.
Hildebrand 404.
Hinneberg 541.
Hoff, van 't 144. 295. 455.
Holdefleiß 47.
Holmgren 30. 379 ff.
Honigmann 342.
Hooker 104.
Howard 414.
Huber 140.
Huber, Fr. 333.
Huxley 105. 160.

**I.**

Issakówitsch 364.

**J.**

Jäger, G. 106.
Jäkel 38.
Jakobsen, G. 35.
Janczewski 209.
Jennings 38. 482 ff.
Jesenko 414.
Johannsen 283 ff. 414. 556 ff.
Jollos, V. 337.
Jordan, H. 336.
Judd 95.
Junghuhn 540.

**K.**

Kamerling 456.
Kammerer 177.
Kant 393.
Karsten 444.
Kaufmann 543.
Keibel 541.
Kerner 260.
Klebs 402 ff.
Koch, Rob. 281.
Köllicker 105.
Kohlbrugge 62. 93.
Koorders 424.
Koshevnikov 137.
Krall 154.
Krancher 582.
Kranichfeld 39.
Krause, E. 104.
Kreidl 485.
Kruse 293.
Kuckuck 139.
Kühn 344.
Külpe 159.
Küster 447.
Kuhlgatz 74.
Kutter 47.

**L.**

Lachlan, Mc. 579.
Lakon 401 ff.
Lamarck 102. 336.
Landois 84.
Lantz 178.
Lehmann, Ernst 555.
Leibniz 554.
Liebmann 258 ff.
Liesegang 447.
Lindau 256.
Linné, Elisabeth 3. 560.
Lo Bianco 38.
Loeb, J. 37, 196. 478. 481 ff.
Löhner 385.
Loher 213.
Lotsy 555 ff.
Lotze 103.
Lubbock 39. 246. 362.
Lummer, C. 7.
Lyell 103.
Lyon 37. 486.

**M.**

Maeterlinck 331.
Magnus, W. 440.
Maillet, de 103.
Malm 182.
Mantegazza 94.
Martius 287.
Massini 281.
Matenaers 63.
Maupas 376.
Mayer, P. 400.
Maynie 51.
Mazzetti 295.
McIndoo 334.
Meckel 108.
Megusar 179.
Meier 137.
Mendel 113 ff. 284. 542. 561. 583.
Mertens 77.
Meyer (Gadernheim) 133.
Minchin 255.
Mittelweg 456.
Möbius 184.
Moggridge 120.
Moleschott 109.
Molisch 25. 414.
Morgan 547.
Morin 579.
Müller 227.
Müller, G. F. 99. 155.
Müller, Joh. 110.
Müller, M. 103.
Müller, P. F. 344.
Müller-Pouillet 543.
Munk 446. 473.

**N.**

Nachtsheim 127. 335. 562.
Nägeli 105. 285 ff.
Nathusius, v. 47.
Natzmer, v. 30. 36. 381.
Neisser 281. 338.
Nestler 21.
Newport 143.
Newton, A. 105.
Nippoldt 542.
Nöller 254.
Nylander 73.

**O.**

Oesterlen 521.
Oppel 395.
Oppenheimer 583.
Ostenfeld 68.
Ostwald 455.

**P.**

Palladin 398.
Papanicolau 341.
Pappenheim 397.
Paracelsus 393.
Parker 38. 160. 521.
Pearl 51.
Peckham 200.
Petrunkewitsch 132.
Pfaundler 543.
Pfeffer 222. 443.
Pflüger 477. 571.
Piéron 191. 244.
Plate 284.
Plateau 39. 144.
Plessner 488.
Polimanti, O. 36. 143.
Poll 541.
Popoff 364
Poulton 105.
Prát 571.
Prentiss 485.
Pringsheim, E. G. 329 331. 375. 399. 543.
Pringsheim, H. 583.
Prochnow 81. 145.
Prowazek 255. 337.
Pütter 388.
Purkinje 4.

**R.**

Rabe 20.
Raciborski 217.
Radl 94. 482.
Rasänen 75.
Reichard 540.
Reinwardt 540.
Reisinger 472.
Renner 171. 343.
Reynaud 191. 200.
Rheede tot Drakesteen 540.
Rhumbler 554.
Röder 475.
Rosen, v. 380.
Roux 329. 393. 477. 554.
Royce 154.
Rumpf 540.
Russel 154.

**S.**

Sahlberg 70.
Santschi 228 ff.
Sars 184
Saunder 75.
Schäfer 475.
Schanz 571.
Scharffenberg, v. 341. 363.
Schaudinn 338.
Schaxel 546. 574.
Schellenberg 437.
Scheuring 181.
Schiller 7.
Schimper 406. 420.
Schleiermacher, A. 3 ff.
Schleiden 106.
Schleip 129. 564.
Schlösing 477.
Schmid, B. 412.
Schmidt, W. J. 80.
Schneider 153.
Schopenhauer 154.
Schultz, Julius 555
Schroeder 8. 153.
Schwann 101.
Schwartz 275.
Schwarz 583
Šečerow 176.
Sedgwick 107. 160.
Seitz, Adalb. 580.
Shull 20.
Siebold, v. 333.
Simon 421. 456.
Sirks 539.
Skoda 480.
Smitt 184.
Späth 418 ff.
Spemann 553.
Spencer 333.
Spuler 5.
Stahl 216 265.
Standfuß 147.
Steenstrup 66. 101.
Steiner 472.
Stockhausen 571.
Stoppel 445.
Strasburger 541.
Strauß 109.
Swellengrebel 285.
Szymanski 196.

**T.**

Teysmann 540.
Thilo 83.
Thoma 480.
Thomas, F. 3.
Thomson, A. 103. 255.
Thumm 396.
Toenniessen 281 ff.
Tollin 35.
Trendelenburg, W. 5.
Treub 218.
Tschermak 46.
Tübeuf, v. 437.

**U.**

Uhlenhut 391.

**V.**

Valetin 540.
Valeton 424.
Verson 144.
Verworn 196.
Viguier 191.
Vogt, C. 108.
Volkens 412. 421.
Voss 154.
Vries, de 161. 281 ff. 310.

**W.**

Waage 455.
Waite 187.
Waldstein 62.
Walther, A. 47.
Warming 67. 330.
Wasmann, E. 35. 72. 77. 113 ff. 207. 233 ff. 253. 379 ff. 561.
Weber 414.
Weismann 146. 285. 333. 344. 353. 548. 554.
Weissermehl 38.
Werner 176. 397. 580.
Wetterhahn 106.
Wheeler 120. 207.
Whewell 107.
Wickmann 62.
Widmark 571.
Wiesner 213. 221.
Wilde 293.
Wilson, E. B. 160. 547.
Winterstein 352. 482.
Wolfisberg, J. 66.
Wollaston 384.
Woltereck 341.
Wright 420.

**Y.**

Yersin 143.

**Z.**

Zander 136.
Zehnder 399.
Zeleny 547.
Zimmer 544.

# Alphabetisches Sachregister.


**A.**

Abwehrfermente 111.
Abwehrmittel 269.
Ackerbauameise 120.
*Aeranthus fasciola* 210.
*Aerides* 217.
*Ailanthus glandulosa* 418.
*Albizzia Lebbek* 422.
„ *stipulata* 426.
Allianzkolonie 120.
Allometrose 122.
Ameisen 65. 113. 190. 207. 225. 252.
Ameisenkolonien 113.
Ameisensäure 267.
*Amia calva* 396.
Ammoniak 25.
Ammoniakhefe 28.
Ammoniak, kohlensaures 26.
Ammoniaksalze 26.
*Amoeba viridis* 376.
*Amphioxus* 38.
Analytische Methode 145.
*Andrena* 30.
Anlockungsmittel 258.
*Antirrhinum* 559.
„ *glutinosum* 559.
„ *majus* 559.
*Antophora* 30.
„ *retusa* 143.
*Apis mellifera* 331
„ *mellifica* 34. 331.
*Arrhinotermes* 383.
Artbegriff 283. 555.
*Arthropterus* 381.
Assoziationsapparat 231.
*Asterias* 554.
*Atemeles* 125.
„ *pubicollis* 125.
*Athous rufus* 86.
*Aurelia aurita* 182.

**B.**

Bakterien 281.
*Balanus*-Larve 497.
Barästhesie 193.
Bastardierung 46.
Bastardzucht 59.
Batrachier 36.
Befruchtung 127.
Beleuchtung, bipolare 237.
Bewegungssinn 193.
Bienen 39. 127. 331.
Bieneneier 127 ff.
Biogenetisches Grundgesetz 30.
Biologie, allgemeine 160. 335.
Blastomerengruppen 550.
Blitzen von Blüten 3.
„Blitzen, Wetterleuchten“ 4.
Blutegel, Füttern ders. 385.
*Boa madagascariensis* 579.
*Bombyx mori* 143.
Brutfährte 239.
Buche 414.
*Bufo* 36.

**C.**

*Calotermitinae* 382.
*Campanula rotundifolia* 41.
*Camponotus* 381.
„ *herculeaneus* 74.
*Caranx trachurus* 182.
*Centaurea phrygia* 41.
*Ceratophyllus columbae* 255.
„ *gallinae* 255.
*Cerianthus membranaceus* 478.
Chemie, physiol. 582.
Chemotropismus 485.
*Chenopodium glaucum* 275.
*Chlorella* 343.
*Chrysanthemum Leucanthemum* 41.
*Cirsium oleraceum* 40.
„ *palustre* 41.
*Clavellina* 547. 552.
Coleoptile 20.
*Colletes* 30.
*Coluocera* 383.
„ *oculata* 384.
*Convoluta Roscoffensis* 375.
*Coprinus plicatilis* 403.
*Coptotermitinae* 383.
*Coralliorhiza* 216.
*Corethra plumicornis* 143.
Corpora pedunculata 229.
*Corydendrium* 38.
*Corysanthes* 225.
*Crabronidae* 30.
*Crepis* 42.
„ *bulbosa* 466.
*Cyanea capillata* 182.

**D.**

*Daphnia magna* 363.
„ *pulex* 343.

Darwiniana 105.
*Dendrobium nobile* 211.
Deszendenztheorie 102.
Diaheliotropische Bewegungen 489.
*Lianthus superbus* 42.
Diatropismus 485.
*Didymium*-Arten 403.
*Diestrammena micolor* 579.
*Dinarda dentata* 126.
„ *Märkeli* 126.
Dorsiventralität 209.
*Dorymyrmex* 117.
Drehungsexperimente 239.
Drillinggeburten 513.
Drohnen 127.
*Drosophila* 569.
Dunkelkultur 430.

## E.

*Echinus microtuberculatus* 546.
Edelgerste 9.
Eibildung (*Moina*) 341.
Eiche 417.
Eifarbentelegonie 48.
Eigenbewegungen der Tiere und Maschinen 81.
Einheit, isogene 555.
Eischalenxenien 48.
Eiweiß, Ammoniakbindung 25.
Ekphorie 198.
Ektoplasma 293.
*Elater oculatus* 84.
Elisabeth Linné-Phänomen 3.
Endoplasma 293.
Energiewechsel in Organismen 475.
Engrammkomplexe, topochemische 227.
Engrammsukzessionen 194.
„ kinästhetische 194.
Entflügelte Weibchen 115.
Entwicklung der Keimpflanzen nach 24-stündiger Weiche in Silbernitrat 9 ff
Entwicklung der Metazoen 574.
Entwicklungsgeschichte 541.
*Ephippiger* 579.
*Epidendrum nocturnum* 210.
Erblichkeitslehre 560.
*Eucryptotermes* 382.
*Eudendrium* 38.
*Eugaster* 579.
*Eumenes* 30.
*Euphorbia Myrsinites* 268.
Exodermis 211. 221.

## F.

*Fagus silvatica* 414. 439.
Falterstadium 151.
Farbensinn der Bienen 39.
Färbungstelegonie 46.
Farbxenien 46.
Faunengebiet, afrikanisches 581.
„ amerikanisches 581.
„ indoaustralisches 581.
„ paläarktisches 580.
Fazettenaugen 246.
Feldwirtschaft 64.
Ferngeruchsvermögen 227.
Fernorientierung 195. 225.
„ lokomotorische 195.
„ spontane 195.
Fische, Gleichgewichtssinn 472.
„ Laichorte 540.
„ Parasitismus 181.
Fistellen 400.
Fixierversuch 247.
Fluktuation 312.
„ Entstehungsmechanismus der 321.
„ Erblichkeit der 321.
*Formica* 117. 381.
„ *exsecta* 74.
„ *picea* 65.
„ *rufa* 35. 242. 561.
„ *rufibarbis* 77.
„ *sanguinea* 74. 242.
„ *truncicola* 121.
*Formosae* 75.
*Fragaria lucida* 411.
*Fraxinus excelsior* 414.
Fütterung von Blutegeln 385.
Furchungstypus 546.
Fußspurentheorie 234.

## G.

*Gadus aeglefinus* 184.
„ *merlangus* 182.
„ *morrhua* 189.
„ *pollachius* 189.
„ *virens* 189.
*Galium mollugo* 43.
*Galtonia candicans* 413.
Galvanotropismus 493.
*Gemmaria* 38.
Genitalapparat, weiblicher 61.
*Geophilus* 580.
Geotropismus 485.
Geruchssinn der Ameisen 226
„ , Kontakt- 226.
Geruchsspur 231.
Geschlecht bei Mehrlinggeburten 506.
„ , Vererbung und Bestimmung 565.
Gesichtssinn der Ameisen 227.
Getreidekörner, Keimfähigkeit 8.
Gewebelehre 541.
*Glechoma hederacea* 411.
Gleichgewichtssinn 472.
*Gobius ruthensparri* 183.
*Goodyera* 225.
Großschmetterlinge 580.

Guarnierische Körperchen 339.
*Gymnadenia conopsea* 42.

**H.**

Haftorgane 215.
*Halicine* 263.
*Hämatopinus spinulosus* 255.
Hapaxanthische Arten 404.
Harmonisch-äquipotentielle Systeme 545.
*Harpagoxenus sublaevis* 74.
Hefe, getötete 27.
„ lebende 27.
Heliotropismus 485.
*Hemimysis lamornae* 488.
*Heracleum sphondylium* 41.
Herzhypertrophie 480.
*Heterotis* 396.
Heterozygoten 556 ff.
*Heuchera sanguinea* 411.
Hexenbesen 436.
Hexenringe 446.
*Hippodamia convergens* 579.
*Hirudo medicinalis* L. 385.
*Hodotermes turkestanicus* 35.
*Hodotermitinae* 382.
Holzgewächse 413.
Homophonie 199.
Homozygoten 557.
Hüllentelegonie 48.
Hühnereier 46.
Hybridform 115.
*Hydra viridis* 376.
*Hydrocharis Morsus ranae* 412.
Hymenopteren, soziale 230.
*Hyperia* 490.
„ *galba* 182.
Hypokotyl 214.

**I.**

Idioplasma 286.
Individuum, heterozygotisch 556.
„ homozygotisch 556.
Infraluminöse Strahlen 191.
Initialkörperchen 339.
Insektenstaat 30. 333.
Instinktautomatismus 197.
Intersexualität 566.
Isogene Einheit 555.

**J.**

Johannistriebbildung 429.

**K.**

Kaliumbioxalat 268.
Katalytische Wirkungen 467.
Keimfähigkeit 8. 161.
Kinästhesie 193.
Kinästhesie, aktive 193.
„ , passive 193.
*Knautia* 42.
Knospen, begrenzte 423.
Knospenmutation 435.
Konservieren 544.
Kontaktgeruchssinn 195.
Körnerfresser 269.
Korrelationen 409.
Kotyledon 214.
Kryptogamenflora 256.
Kultur von Paramaecien 375.

**L.**

*Lacerta faraglionensis* 77.
„ *filfolensis* 77.
„ *galloti* 80.
„ *lilfordi* 77.
„ *melissellensis* 77.
„ *muralis coerulea* 77.
„ *nigra* 80.
„ *ocellata* 80.
„ *pater* 80.
„ *simonyi* 80.
„ *tangintana* 80.
„ *vivipara* 80.
*Laelio-Cattleya* 216.
*Lasius* 381.
„ *flavus* 67.
„ *fuliginosus* 70. 236. 246.
*Lathyrus pratensis* 41.
*Legerella parva* 255.
Leguminosen 275.
Lejeunea 215.
*Leptomanus Aenocephali* 255.
*Leptothorax* 33.
„ *acervorum* 73.
„ *muscorum* 73.
*Leucotermes flavipes* 383.
„ *indicola* 383.
„ *lucifugus* 383.
*Leucotermitinae* 383.
Lichtkompasstheorie 246.
Lichtwirkung 571.
*Lilium auratum* 413.
Linnéon 560.
*Loelaps laevis* 125.
*Lolium temulentum* 21.
Lokalisation, zentrale des Gleichgewichtssinnes 472.
*Lotus corniculatus* 42. 43.
Luftwurzeln 209.
*Lycopodium* 218.
*Lymantria dispar* 565.

**M.**

*Maja verrucosa* 144.
Makromere 548.
*Malaxis* 225.

*Malpighiella refringens* 255.
Massenorientierung 231.
*Mastotermes* Frogg. 380.
„ *anglicus* 380.
„ *Batheri* 380.
„ *bournemouthensis* 380.
„ *croaticus* 380.
*Mastotermitidae* 381.
Materialismus 109.
*Medusa aurita* 185.
Mehrlinggeburten 506.
Melanismus 77.
Mendelismus 561.
Mendels'che Kreuzung 115.
„ Mischung 113.
„ Spaltung 122.
Mensch, Mehrlinggeburten 506.
*Menyanthus trifoliata* 209.
Mesotermitiden 382.
*Messor* 115.
„ *barbarus* 121. 562.
„ *barbarus minor* 252.
„ *barbarus niger* 121. 562.
Metazoenentwicklung 574.
*Microstylis* 225.
Mikromere 549.
Mikroskopie 400.
Milchsaft 268.
Mimikry 578.
Mneme 205.
*Moehringia trinerva* 404.
*Moina rectirostris* 341.
Monohybriden 127.
*Monomorium Pharaonis* 72.
Morphologie 541.
Muschelkrebse 502.
Mutation 305.
„ Erblichkeit der 307.
„ Wesen der 308.
*Myrmica laevinodis* 70.
„ *ruginodis* 67.
„ *scabrinodis* 74.
Mysideen 494.

## N.

Nährgelatine 64.
Nährsalzzufuhr 465.
*Nosema pulicis* 255.

## O.

Oberschlundganglion 229.
*Odina gemmifera* 422.
*Oecophylla* 380.
Ökologie 330.
*Oenothera* 161.
„ *biennis* 167.
„ *Cockerelli* 168.
„ *grandiflora* 172.
„ *Lamarckiana* 162. 557.
*Oenothera rubricalyx* 173.
„ *rubrinervis* 557.
„ *suaveolens* 168.
„ *syrticola* 167.
Ontogenetische Entwicklung 34.
Orchideenluftwurzeln 209.
Organe, statische 228.
Orientierung 190 ff. 225 ff.
„ dynamisch-proprizeptive 193.
„ neurostatische 193.
„ plasmostatische 193.
Orientierung, virtuelle 203.
Orientierungsreflexe, exterozeptive 195.
*Orchis maculata* 42.
*Osmia* 30.

## P.

*Palaemon* 490.
*Palpares angustus* 579.
„ *libelluloides* 579.
*Pamphagus* 579.
Paramaecien 375. 486.
*Paramaecium Bursaria* 375.
Parasitismus von Jungfischen 181.
Parthenogenesis 332.
*Penicillium variabile* 446.
Periodizität des Wachstums 406.
„ der äußeren Lebensbedingungen 406.
Pferde, rechnende 153.
Pflanzenanatomie 398.
Pflanzengeographie 330.
Pflanzenschutzmittel 257.
Phänotypus 296.
*Phalaenopsis* 210.
„ *amabilis* 211.
„ *Lüddemanniana* 211.
„ *rosea* 219.
„ *Schilleriana* 211.
*Pheidole absurda* 254.
„ *pallidula* 254.
„ *symbiotica* 253.
*Pheidologethon* 381.
*Phylloxera* 64.
Phylogenie 35.
*Physalia* 187.
Physik 543.
Pikrinsäure 268.
Pilzhutförmige Körper 229.
*Pithecolobium Saman* 427.
*Plagiolepis* 381.
*Plantago media* 42.
Plasma, lebendes und totes 27.
Plastizität 197.
*Pleurococcus* 377.
Pluteus 550.
Pneumoniebazillus 293.
*Pogonomyrmex* 117.
Polarisationslehre 233.

*Polydesmus* 580.
*Polyergus rufescens* 77.
*Polypterus* 396.
*Porotermes*-Arten 382.
*Prenolepis longicornis* 383.
Probierbewegungen 486.
*Prosopis* 30.
Protein 26 ff.
Protermitiden 382.
*Protoblattoidea* 381.
Protokorm 217.
Protoplasmaprotein 26. 27.
Protozoenstudien 337.
*Prunella grandiflora* 43.
„ *major* 42.
Pulsierendes Gefäß 143.
Puppenstadium 151.
Purkinje-Phänomen 4.
*Pyramicus flavus* 119.
*Python reticulatus* 579.

## Q.

*Quercus*-Arten 414.
*Quercus pedunculata argenteo-marginata* 430.
„ *sessiliflora* 439.

## R.

*Rana* 36.
*Ranunculus* 42.
Rassenkreuzungen 58.
Rattentrypanosomen 254.
Raumempfindung, olfaktorische 195.
Raumorientierung 192. 249.
„ propriozeptive 192.
Reflexbogen 499.
Regulation, primäre 551.
Reine Linie 555.
Reinzucht 59.
Reiz, progressiv wirkender 295.
„ retrogressiv wirkender 294.
*Reseda odorata* 404.
Resektionsversuche 16.
Rheotropismus 37.
*Rhinantus major* 41.
*Rhizostoma* 185.
Rhythmus im Wachstum der Pflanzen 401.
Richtungsunterscheidung, olfaktorische 238.
Richtungszeichen, kinästhetische 251.
*Ricinus communis* 404.
Rindengrau 229.
Roggen 16. 19.
Rosskastanie 417.
Rückschläge (Atavismen) 152.
*Rufa-truncicola*-Kolonie 113.
*Rugitermes* 382.
Ruhe der Pflanzen 401.
*Rumex acetosa* 411.

## S.

*Saga serrata* 579.
*Salamandra* 177.
„ *caucasica* 178.
„ *maculosa* 178.
Samen, Wasseraufnahme 161.
„ Keimfähigkeit 8.
Sammeln von Tieren 544.
*Sanguinea*-Gäste 126.
„ -Nester 125.
*Saprolegnia mixta* 403.
*Sarcanthus Parishii* 210.
„ *rostratus* 210.
Schlafbewegungen der Blätter und Blüten 444.
Schleimpilze 403.
Schnellkäfer 81.
Schollen 540.
Schutzmittel, chemische 265.
Schwein, Mehrlinggeburten 506.
*Scolopendra cingulata* 580.
Sekrettheorie 128.
Selbstdifferenzierung 450.
Selbstregulation 450.
Selektionstheorie 501.
Silbernitrat und Keimfähigkeit 8.
*Sima* 381.
*Sindora sumatrana* 421.
Sinn, topochemischer 195.
Sinne, exterozeptive 194.
Sommergerste 9. 16.
Spezies 560, vgl. Artbegriff.
Spezifische Fähigkeiten 407.
*Sphaerechinus* 546.
*Sphagnum*-Moos 74.
*Spiraea ulmaria* 42.
Sprungkäfer 85.
Sprungorgan 85.
*Squilla* 491.
Statocysten 485.
*Stellaria media* 404.
*Sterculia macrophylla* 426.
*Stolotermes* 382.
*Sturmia* 225.
Stylonychien 486.
Symbiose, soziale 207.
*Syntermes* 384.
*Syringa vulgaris* 419.

## T.

*Tachygines asynamorus* 579.
*Taeniophyllum* 210.
„ *philippinense* 213.
„ *Zollingeri* 213.
Tannin 267.
*Taraxacum* 274.
Telegonie 59.
Temperaturversuche mit Schmetterlingen 145.

*Terminalia catappa* 424.
Termitenstudien 379.
*Termopsinen*-Fauna 382.
*Theobroma cacao* 425.
Theorie der lokalen Wirkungen 483.
Thermotropismus 485.
Tierbilder 397.
Tierfraß 257.
Tierleben 395. 577.
*Tilia mandschurica* 439.
*Tragopogon pratensis* 41.
*Trifolium incarnatum* 42.
„ *pratense* 41.
„ *repens* 41.
Trihybriden 127.
*Troides paradiseus* 579.
Tropismentheorie 481.
*Truncicola-pratensis*-Kolonie 562.
*Trypanosoma Lewisi* 255.
*Tubularia* 38. 478.

## U.

Umbelliferen 274.
Umstimmung, patrokline 61.
Uniformitätsgesetze 115.

## V.

*Vanda* 217.
Variabilität 285.
Vegetationspunkte 428.
Velamen 209.
Verdauungsversuche an Blutegeln 385.
Vererbung 285.
„ , d. Geschlechts 565.
Vererbungslehre, experimentelle 542.
„ , Mendel's 583.
Versuch, mnemischer 236.
*Vicia cracca* 41. 42.
Vitalismus 393. 545.

## W.

Wachstum der Pflanzen 401.
Wasseraufnahme der Samen 161.
Weichfresser 269.
Weiselersatz 252.
Weizen 9. 16.
Widerstandsfähigkeit als Membranfunktion 14.
Wurzelhaare 215.

## X.

Xenienreaktion 47.
„ extraovale 47.
„ intraovale 47.
Xeniodochie 50.
*Xylocopa* 30.

## Z.

*Zamenis gemonensis* 79.
Zellen und Entwicklung 574.
Zelleneiweiß 25.
Zellenlehre 541.
Zielbewegungen, spontane 195.
Zitronensäure 267.
Zwangslaufexperiment 249.
Zwillinggeburten 510.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 18BU D